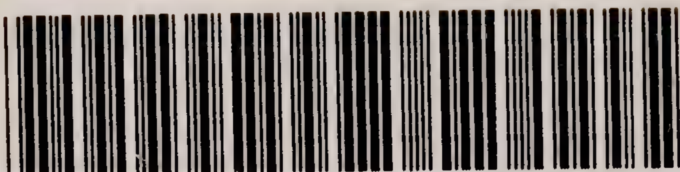
F. SCHENCK u. A. GÜRBER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

12. AUFLAGE

FERDINAND ENKE IN STUTTGART


22101734398

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

FÜR

STUDIERENDE DER MEDIZIN

VON

Prof. Dr. med. **F. SCHENCK** und Prof. Dr. phil. et med. **A. GÜRBER**
IN MARBURG.

ZWÖLFTE AUFLAGE.

MIT 37 TEXTABBILDUNGEN.



STUTTGART.
VERLAG VON FERDINAND ENKE.
1916.

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.

Aus dem Vorwort zur ersten Auflage.

Unter den Studierenden der Medizin besteht vielfach, wie wir aus öfter an uns gerichteten Fragen entnommen haben, der Wunsch nach einem Leitfaden der Physiologie des Menschen, der die wichtigsten Lehrsätze in knapper Form enthält und dem Anfänger die Uebersicht über dieses Gebiet erleichtert. Es gibt allerdings schon solche Kompendien — wir nennen die von Oestreich, Breitenstein, Schmidt, Peter u. a. Diese können jedoch wohl nicht ernstlich als Lehrmittel für den physiologischen Unterricht in Betracht kommen; denn sie enthalten manche recht grobe Fehler. Trotzdem werden sie viel von den Studierenden benutzt. Es erschien uns der Versuch angebracht, diesen Büchern Konkurrenz zu machen, und wir haben aus dem Grunde das vorliegende Buch, einer Aufforderung der Verlagsbuchhandlung folgend, geschrieben.

Was die Anordnung des Stoffes anlangt, so glauben wir nicht wesentlich von dem hergebrachten bewährten System abgewichen zu sein. Unser Bestreben war, möglichst das in den Vordergrund der Darstellung zu bringen, was als tatsächlich allgemein anerkannt gilt, dagegen auf eine Diskussion unentschiedener Fragen nicht einzugehen. Freilich war es nicht ganz zu vermeiden, auch hie und da Hypothetisches zu streifen.

Die physiologische Methodik ist nur kurz behandelt, vielfach sogar nur mit wenigen Worten angedeutet. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden und Apparate entsprach nicht dem beabsichtigten Umfange des Buches und durch eine kürzere Darstellung der Methodik wäre vielleicht bei dem Studierenden die irrige Ansicht erweckt worden, daß nur weniges zum Verständnis derselben erforderlich sei. Es erschien uns ein kurzer Hinweis meist genügend, weil der Studierende daraus am ehesten entnehmen kann, daß unser Buch durchaus nicht alles enthält, was er wissen muß, und daß das Studium des Buches vielleicht den Ueberblick über das

Gesamtgebiet der Physiologie erleichtert, aber keineswegs den Besuch der Kollegien und Kurse, sowie die Benutzung eines größeren Lehrbuchs ersetzen kann.

Die Figuren des Buches sind meist Nachbildungen von solchen Figuren, die sich in bekannten Lehrbüchern und Originalabhandlungen finden.

Ganz besonderen Dank schulden wir Herrn Professor Fick, der uns bei der Abfassung des Buches mit seinem Rate zur Seite stand.

Würzburg, im Oktober 1897.

Vorwort zur zehnten und elften Auflage.

Auch bei der Bearbeitung der zehnten und elften Auflage sind wir bestrebt gewesen, der ursprünglich gestellten Aufgabe treu zu bleiben und das Buch nach denselben Gesichtspunkten, wie bei den früheren Auflagen, auszugestalten.

Größere Umänderungen hat der Abschnitt über die Eiweißchemie erfahren. Einige veraltete Figuren wurden weggelassen und zum Teil durch neue ersetzt.

Die letzten Auflagen sind in so schneller Aufeinanderfolge erschienen, daß erhebliche Aenderungen in jeder folgenden Auflage nicht nötig erschienen, daß aber die rechtzeitige Herstellung der folgenden Auflage erschwert war. Infolgedessen haben wir geglaubt, auch die vorliegende Auflage als Doppelauflage erscheinen lassen zu dürfen.

Marburg, im Mai 1913.

F. Schenck. A. Gürber.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom normalen Leben. Sie wird eingeteilt in:

1. allgemeine Physiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Lebenseigenschaften oder vom Wesen der lebendigen Substanz;

2. spezielle Physiologie, d. i. die Lehre von den Lebenserscheinungen der einzelnen Lebewesen (z. B. Mensch, Tiere, Pflanzen) und der einzelnen Organe dieser Lebewesen.

Das folgende enthält die Hauptsätze der Physiologie des Menschen. Zur Einleitung sei ein kurzer Ueberblick über die allgemeine Physiologie vorausgeschickt.

Allgemeine Physiologie.

§ 1. Stoff- und Energieumsatz. Reizbarkeit.

Die **lebendige Substanz** enthält keine anderen Elementarstoffe und Kräfte, als die leblose Natur. Es gibt keine besondere „Lebenskraft". Die Lebenseigenschaften beruhen auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz. Die Zusammensetzung dieser Substanz ist nicht bekannt; wahrscheinlich ist ihr wesentlichster Teil Eiweiß.

Die Lebensvorgänge äußern sich in chemischen und physikalischen Prozessen, dem Stoffwechsel und dem Energieumsatz.

Der **Stoffwechsel** besteht darin, daß die Lebewesen einerseits die organischen Verbindungen, die ihr Körper enthält, spalten und unter Zutritt von Sauerstoff oxydieren, wobei einfachere Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und gewisse Ammoniakderivate, z. B. Harnstoff) entstehen (**Dissimilation**), anderseits ihre Leibessubstanz wieder aufbauen aus Substanzen, die sie von außen her aufnehmen (**Assimilation**).

Das Assimilationsvermögen ist nicht bei allen Lebewesen gleich groß. Chlorophyllhaltige Pflanzen vermögen im Sonnenlicht einfache anorganische Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, salpetersaure Salze u. a.) unter Abspaltung von Sauerstoff zu assimilieren. Gewisse Bakterien können sogar den freien Stickstoff der Luft assimilieren. Tiere dagegen bilden ihre organische Körpersubstanz nicht aus anorganischen, sondern aus organischen Verbindungen, die sie als Nahrung dem Pflanzenreich entnehmen. Der Tierkörper vermag immerhin aus den organischen Nahrungsstoffen durch Reduktion und Synthese organische Verbindungen höherer Art zu bilden. Eine Reduktionssynthese im Tierkörper ist z. B. die Bildung von Fett aus Kohlehydraten.

Die Dissimilationsprodukte des Tierreichs können von Pflanzen wieder assimiliert werden und zwar Kohlensäure und Wasser direkt; die Ammoniakderivate werden meist erst assimiliert, nachdem sie durch die im Boden vorkommenden nitrifizierenden Bakterien in salpetersaure Salze umgewandelt sind.

So vollzieht sich ein Kreislauf des Kohlenstoffs, Wasserstoffs und Stickstoffs durch die Welt der Lebewesen.

Für die physiologische Verbrennung ist nicht immer, wie für die Verbrennung der Kohle im Ofen, stete Zufuhr freien Sauerstoffs nötig. Frösche können z. B. längere Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben; sie bestreiten in diesem Falle ihren Sauerstoffbedarf aus sauerstoffreichen organischen Verbindungen ihres Körpers. Manche Lebewesen, z. B. die anaëroben Bakterien, können sogar andauernd in einem Medium ohne freien Sauerstoff leben und doch Kohlensäure bilden; sie entnehmen den hierzu nötigen Sauerstoff den sauerstoffhaltigen Verbindungen ihrer Umgebung.

Die Intensität der physiologischen Verbrennung kann nicht durch vermehrte Sauerstoffzufuhr gesteigert werden, wie die Intensität des Feuers im Ofen.

Dem Leben besonders eigentümlich sind chemische Vorgänge, die durch Fermente bewirkt werden (siehe Seite 28), und zwar vor allem Spaltungen, nach neueren Angaben aber auch Oxydationen und sogar Synthesen.

Die Lehre vom **Energieumsatz** gründet sich auf das von J. R. Mayer und H. Helmholtz entdeckte Gesetz der Erhaltung der Energie, welches aussagt, daß die Summe aller Energien im Weltall immer konstant bleibt, daß also nie Energie entsteht oder verschwindet, sondern nur Umwandlung einer Energieform in eine andere erfolgt.

Bei der Dissimilation erfolgt eine Umwandlung der in den organischen Substanzen enthaltenen chemischen potentiellen Energie in kinetische Energie, hauptsächlich in Wärme und in mechanische Arbeit, in geringem Maße auch in elektrische Energie (z. B. bei

elektrischen Fischen) und in Energie des Lichtes (z. B. bei Leuchtkäfern). Die bei der Dissimilation frei werdende kinetische Energie befähigt die Organismen zu ihren Leistungen.

Bei der Assimilation wird kinetische Energie in chemische potentielle Energie umgewandelt und als Arbeitsvorrat in den gebildeten organischen Substanzen aufgehäuft. Diese Energie entstammt ursprünglich der Energie des Sonnenlichtes. Nur im Sonnenlicht vermögen die chlorophyllhaltigen Pflanzen zu assimilieren, und zwar hauptsächlich in den roten und gelben, weniger in den grünen, blauen und violetten Lichtstrahlen.

Alle Energie, die die Lebewesen zu ihren Leistungen befähigt, ist demnach in chemische Energie umgeformte Sonnenlichtenergie.

Der Stoff- und Energieumsatz der Lebewesen hängt ab von der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Mediums, in dem sich die Lebewesen befinden. Aenderungen der Beschaffenheit des Mediums können quantitative und qualitative Aenderungen des Stoff- und Energieumsatzes bewirken.

Einwirkungen, welche die Dissimilation steigern, heißen erregende Mittel oder **Reize.** Die Dissimilationssteigerung durch Reize heißt **Erregung.** Die Fähigkeit der lebendigen Substanz, durch Reize erregt zu werden, heißt **Erregbarkeit** oder **Reizbarkeit.**

Beispiel: Ein Muskel, durch einen elektrischen Strom gereizt, geht aus dem Ruhezustand über in den Zustand der Erregung oder der Tätigkeit; dabei sind die Verbrennungsprozesse erheblich gesteigert, der Muskel verkürzt sich und kann dabei Arbeit leisten.

Der Reiz führt dem erregten Gebilde nicht die bei der Erregung umgesetzte Energie erst zu, sondern löst nur die Umsetzung der im Brennmaterial schon vorhandenen chemischen Energie in kinetische Energie aus, ähnlich wie der Zünder einer Kanone die Pulverexplosion auslöst. Deshalb ist der Energiewert der Erregungsgröße nicht proportional dem der Reizgröße.

Eine Erregung, die an irgend einem Punkte eines erregbaren Gebildes, z. B. einer Muskelfaser entsteht, kann sich durch Erregungsleitung von da in dem Gebilde ausbreiten, indem die Erregung einer Stelle auf eine angrenzende Stelle als Reiz wirkt.

Die **Reize** sind einzuteilen in:

1. chemische, die durch chemische Einwirkung auf die erregbare Substanz deren Dissimilation veranlassen. Elektrische Reize wirken nach Art der chemischen, weil der Strom durch Elektrolyse an der Stelle seines Ein- und Austrittes in dem erregbaren

Gebilde chemische Veränderungen bewirkt, die die Erregung zur Folge haben können;

2. physikalische, und zwar mechanische (Stoß, Zerren), thermische (Erwärmen) und photische (Licht, das z. B. die Netzhaut erregt). Die Wirkung dieser physikalischen Reize ist zurückzuführen auf die Erschütterung des molekularen Baues der erregbaren Substanz, durch welche die der Erregung zugrunde liegende chemische Umsetzung ausgelöst wird.

Substanzen, die durch Erschütterung zersetzt werden, sind Verbindungen mit labiler Bindung der Atome, die bei der Zersetzung in stabilere Verbindungen zerfallen. Die erregbare Substanz der Lebewesen verhält sich auch, wie solch eine labile Verbindung.

Auch die Assimilation kann durch äußere Einwirkungen begünstigt werden; dies beruht aber nicht auf Auslösungsvorgängen, sondern die hierbei in den Assimilationsprodukten aufgehäufte Energie entstammt der durch die äußere Einwirkung zugeführten Energie.

So wird bei der Bildung der Kohlehydrate die Energie des Sonnenlichtes in chemische Energie umgewandelt.

Assimilationsvorgänge können auch durch vorausgegangene Erregung begünstigt werden; die in diesem Falle durch die Erregung geleistete und in chemische Energie umgesetzte Arbeit ist als Bauarbeit zu unterscheiden von der Betriebsarbeit, welch letztere als kinetische Energie nach außen hin erscheint.

Einflüsse, die den Stoff- und Energieumsatz, sowie die Erregbarkeit herabsetzen, heißen lähmende Mittel und ihre Wirkung heißt **Lähmung**. Lähmend wirken z. B. die Narcotica (Alkohol, Aether, Chloroform, Morphium), ferner Kälte, Eintrocknen (z. B. bei trockenen Pflanzensamen, Sporen der Bakterien). Der elektrische Strom in der Nachbarschaft der Anode wirkt auch lähmend.

Starke Erregung kann auch Ursache von Lähmung sein, die man dann **Ermüdung** oder Erschöpfung nennt, und die teils durch zu großen Verbrauch des erregbaren Materials, teils durch schädliche Wirkung der im erregbaren Gebilde angehäuften Dissimilationsprodukte (Ermüdungsstoffe) bedingt ist. Ein in Ruhe gelassenes ermüdetes Gebilde erholt sich durch Wiederersatz des erregbaren Materials und durch Entfernung der Ermüdungsstoffe.

§ 2. Physiologische Bedeutung der Formelemente der Lebewesen.

Durch den eigenartigen chemischen Aufbau der lebendigen Substanz ist auch ihre Struktur oder Organisation bedingt.

Die Strukturelemente, aus denen alle Lebewesen aufgebaut sind, heißen **Zellen**. Die charakteristischen Bestandteile jeder Zelle sind:

1. das **Protoplasma**, eine gallertige Masse, die mehr oder weniger fädige oder wabige Struktur (Protoplasmagerüst) zeigt;

2. ein oder mehrere im Protoplasma befindliche **Kerne**, bläschenförmige Gebilde, bestehend aus Kerngerüst, Kernsaft, Kernmembran und Kernkörperchen.

Protoplasma und Kern sind die Träger des Lebens.

Die Zellen, aus denen die Lebewesen bestehen, sind physiologisch sehr ungleichwertig. Vom physiologischen Gesichtspunkte kann man sie einteilen in zwei Gruppen:

1. Zellen, die für sich allein existenzfähige Lebewesen (physiologische Individuen) sind, z. B. alle einzelligen Organismen (Protisten), das sind Zellen, denen alle physiologischen Verrichtungen zukommen, die zur Erhaltung des Lebens nötig sind.

Einfachere physiologische Individuen als Zellen sind uns nicht bekannt. Abgetrennte kernlose Protoplasmastücke, isolierte Kerne gehen bald zu Grunde.

2. Zellen, die nicht für sich allein, sondern nur in physiologischem Zusammenhang mit anderen Zellen existenzfähig sind, weil in ihnen, als den Gliedern eines Organismus, einzelne physiologische Verrichtungen besonders stark ausgebildet, andere dagegen mehr oder weniger rückgebildet und von Zellen anderer Art übernommen sind. Hier bilden viele Zellen zusammen das physiologische Individuum; die zur Erhaltung des Lebens nötigen Verrichtungen sind auf verschiedene Zellen des Individuums verteilt. Da in solchen Zellen die besonders ausgebildeten physiologischen Verrichtungen überwiegend oder fast ausschließlich hervortreten, so sind diese Zellen physiologisch einfacher, aber deshalb auch unselbständiger, als einzellige Individuen.

Die aus vielen physiologisch differenten Zellen bestehenden Organismen entwickeln sich aus undifferenzierten Zellen. Die physiologische Differenzierung ist von einer morphologischen Differenzierung begleitet, die in den verschiedenen Zellformen zum Ausdruck kommt.

Wenn auch infolge der Arbeitsteilung den verschiedenen Zellarten verschiedene Funktionen zukommen, so müssen doch diejenigen physiologischen Verrichtungen allen Zellarten gemeinsam sein, welche gebunden sind an das Zusammenwirken der für alle Zellen charakteristischen Bestandteile. Diese physiologischen Verrichtungen bestehen im allgemeinen in den Vorgängen, die den Wiederersatz der im Stoffwechsel verbrauchten Teile und die Fortpflanzung bezwecken.

Diese Vorgänge werden beherrscht vom Zellkern. Der Zellkern

der Geschlechtszellen scheint auch Träger der erblichen Eigenschaften der Organismen zu sein.

Die Sonderung der lebendigen Substanz in Kern und Protoplasma ist der morphologische Ausdruck einer physiologischen Arbeitsteilung zwischen dem vorwiegend mit dem Organisationsvermögen ausgestatteten Kern und dem vorwiegend der Reaktion auf äußere Einwirkungen dienenden Protoplasma.

§ 3. Wachstum und Tod. Entstehung und Entwicklung der Lebewesen.

Ueberwiegt in einem Lebewesen die Assimilation und der Ansatz der Assimilationsprodukte über die Dissimilation, so erfolgt **Wachstum** des Organismus; überwiegt die Dissimilation, so erfolgt Körperschwund. Bei vielen Lebewesen überwiegt im Verlaufe ihres Daseins anfangs die Assimilation, der Körper wächst; später läßt das Assimilationsvermögen nach, es kommt zum Körperschwund, der den **physiologischen Tod** oder den Tod an Altersschwäche zur Folge hat. Die Ursache dieses Todes ist nicht bekannt.

Ein neues Lebewesen entsteht gegenwärtig nur durch **Fortpflanzung,** d. h. dadurch, daß ein abgetrennter Teil eines schon bestehenden Lebewesens entweder für sich allein oder nach Vereinigung mit einem Teile eines zweiten Lebewesens wächst und sich zu dem neuen Lebewesen entwickelt. Das Leben pflanzt sich vom Mutterorganismus auf den Tochterorganismus fort.

Ueber die Art der Entstehung der ersten Lebewesen auf der Erde, von denen alle späteren abstammen, ist noch nichts bekannt.

Die morphologischen Erscheinungen bei dem Wachstum und der Fortpflanzung sind die Zellvermehrung und Formentwicklung.

Die Zellen vermehren sich durch **Zellteilung.**

Dabei teilt sich der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppierte Teile. Die Kernteilung erfolgt entweder direkt durch Einschnürung des Kernes, oder indirekt dadurch, daß das Kerngerüst sich umwandelt in eine Zahl von schleifenförmigen Fadenstücken; jedes derselben spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen, die andere an der Bildung des anderen Tochterkernes beteiligt. Von bestimmendem Einfluß bei der indirekten Kernteilung sind die Zentralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kernes liegen, sich vor der Kernteilung in zwei sogenannte Polkörperchen teilen und durch Fibrillen, die von ihnen ausgehen, die Richtung, in der die Kernfragmente nach der Teilung auseinandergehen, bestimmen. (Näheres in den Lehrbüchern der Histologie.)

Die Fortpflanzung erfolgt entweder dadurch, daß einzelne vom Mutterorganismus durch Zellteilung losgetrennte Zellen oder Zellkomplexe für sich allein selbständig weiter existieren und wachsen (**ungeschlechtliche Zeugung**, Zeugung durch Teilung, Sporenbildung oder Knospung), oder dadurch, daß zwei Zellen, die einem (hermaphroditischen) oder zwei (geschlechtlich verschiedenen) Lebewesen derselben Art entstammen, sich zu einem Lebewesen vereinigen (**geschlechtliche Zeugung**, Vereinigung von Ei- und Samenzelle).

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ist die **Befruchtung**. Dabei vermischen sich die Kernbestandteile beider Zellen. Aus der befruchteten Eizelle wächst der neue Organismus durch Kern- und Zellteilung, verbunden mit Zelldifferenzierung, heran.

Bei manchen Arten von Lebewesen (z. B. Gefäßkryptogamen, Hydromedusen) wechseln Generationen miteinander ab, von denen die eine sich ungeschlechtlich, die andere geschlechtlich fortpflanzt (Generationswechsel).

Parthenogenese nennt man die Entwicklung unbefruchteter Eier, die z. B. bei Insekten vorkommt. Künstliche Parthenogenese läßt sich bei Eiern von manchen Seeigelarten, Würmern u. a. hervorrufen durch gewisse Einwirkungen (Wasserentziehung, Temperaturänderung, Schütteln u. a.).

Die Formentwicklung des einzelnen Lebewesens (**Ontogenese**) erfolgt so, daß der aus einer einfachen Zelle oder der vereinigten Ei- und Samenzelle entstehende Tochterorganismus sich zu einer dem Mutterorganismus sehr ähnlichen Form entwickelt. Der Mutterorganismus überträgt durch **Vererbung** seine Eigenschaften auf den Tochterorganismus.

Die gegenwärtig existierenden Arten von Organismen haben nicht vom Beginn der Existenz des Lebendigen an schon bestanden, sondern sind durch Entwicklung aus einfacheren Formen von Lebewesen im Laufe der Zeit hervorgegangen (Entwicklung der Art, **Phylogenese**).

Die Ursache der Formentwicklung liegt in der Variabilität des Baues und der Funktionen der lebendigen Gebilde, d. h. im Grunde in der quantitativen und qualitativen Veränderlichkeit des Energie- und Stoffwechsels. Die Ursache dieser Variabilität ist nicht bekannt.

Das Prinzip, aus dem die Selektionstheorie Darwins die Entstehung der Arten auf Grund der Variabilität erklärt, ist das der „natürlichen Auslese im Kampfe ums Dasein". Die Individuen einer Generation bestimmter Art unterscheiden sich infolge der Variabilität durch geringe Verschiedenheiten in ihrem Bau und ihren Funktionen. Den Kampf ums Dasein, den diese Individuen mit feindlichen Naturgewalten und anderen Lebewesen führen, überstehen diejenigen Individuen am besten, die dazu die günstigsten Eigenschaften haben. Diese Individuen sind daher am ehesten zu weiterer Existenz und zur Zeugung von Nachkommen auserlesen, auf welche sie die günstigen Eigenschaften vererben. Eine solche Auslese durch viele Gene-

rationen hindurch bringt schließlich Organismen hervor, die jene Eigenschaften so stark entwickelt besitzen, daß sie von ihrem Stammorganismus wesentlich verschieden sind. Die dauernde Auslese der günstigsten Variationen führt so zur Ausbildung solcher Wesen, die den äußeren Bedingungen in hohem Grade angepaßt sind. So entsteht das **Zweckmäßige,** das uns an vielen Organismen und Organen auffällt.

Die Darwinsche Theorie erklärt wohl die Entstehung der Arten auf Grund der Vererbung und Variabilität, über die Ursache der Vererbung und Variabilität selbst, d. h. über die wesentlichste Vorbedingung zum Entstehen der Arten gibt sie aber keinen Aufschluß; sie reicht deshalb allein nicht zur Erklärung der Phylogenese aus, und vielleicht sind sogar neben Vererbung, Variabilität und natürlicher Zuchtwahl noch andere äußere und innere Ursachen bei der Phylogenese wirksam.

Nach einer anderen Theorie (Lamarckismus) soll, wenn auf die Nachkommen eines Lebewesens durch viele Generationen hindurch Einflüsse stetig in gleichem Sinne verändernd einwirken, eine Aenderung des Baues und der Funktionen resultieren können, die erblich wird und so zum Entstehen einer neuen Art führt.

Von einigen Autoren wird auch angenommen, daß von vornherein eine gewisse Tendenz in der lebendigen Substanz zur Entwicklung und zur Vervollkommnung vorhanden sei.

§ 4. Körperliches Leben und Seelenleben.

Die Physiologie hat die Aufgabe, die objektiv nachweisbaren Lebensvorgänge zu erforschen. Es gibt außer den objektiv nachweisbaren Lebensvorgängen aber noch solche, die bloß subjektiv wahrzunehmen sind, das sind die Vorgänge des Seelenlebens, die Bewußtseinserscheinungen. Erforschung des Seelenlebens ist Aufgabe der Psychologie.

Psychische Vorgänge sind stets begleitet und abhängig von physiologischen Vorgängen im Zentralnervensystem. Ueber die Art des Zusammenhangs der psychischen Erscheinungen und der physiologischen Erregungsvorgänge wissen wir nichts. Es fällt natürlich der Physiologie die Aufgabe zu, das Wesen der physiologischen Vorgänge zu untersuchen, die mit psychischen verknüpft sind. Deshalb kann der Physiologe in der Lehre vom Zentralnervensystem und von den Sinnesorganen die Tatsachen der Psychologie nicht unberücksichtigt lassen, wenn es auch nicht seine Aufgabe ist, die psychischen Erscheinungen zu erklären.

Entsprechend den Hauptlebenserscheinungen teilen wir die Physiologie des Menschen ein in:

1. die Lehre vom Stoffwechsel;
2. die Lehre vom Umsatz und von der Auslösung der Energie;
3. die Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung.

---

1. Teil. Stoffwechsel.

Die brennbaren Bestandteile des menschlichen Körpers werden fortwährend chemisch verändert, indem sie gespalten werden und unter Zutritt des eingeatmeten Sauerstoffs verbrennen.

Die Verbrennungsprodukte werden aus den Geweben, in denen die Verbrennungen vor sich gehen, durch den Blut- und Lymphkreislauf entfernt und aus dem Körper ausgeschieden, und zwar die Kohlensäure gasförmig durch die Lungen, die anderen Verbrennungsprodukte hauptsächlich durch die Nieren.

Damit der Körper auf seinem Bestande bleibt, muß ihm immer von neuem Brennmaterial zugeführt werden. Das geschieht durch die Zufuhr der Nahrungsstoffe, die durch die Verdauung gelöst, aufnahmefähig gemacht und nach der Resorption durch das Blut den Geweben zugeführt und assimiliert werden.

Die Lehre vom Stoffwechsel umfaßt demnach folgende Teile der Physiologie:

1. Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers;
2. Blut, Lymphe, Blutbewegung, Atmung;
3. Ernährung, Verdauung, Resorption und Assimilation der verdauten Nahrungsstoffe;
4. Ausscheidung der Endprodukte des Stoffwechsels.

Kapitel I. Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers.

Der menschliche Körper besteht aus 15 Elementen, nämlich:

1. **Kohlenstoff** (als Grundlage aller organischen Verbindungen und in der Kohlensäure),

2. **Wasserstoff** und 3. **Sauerstoff** (hauptsächlich im Wasser, sowie auch in den organischen Verbindungen; für die physiologische Verbrennung ist von besonderer Bedeutung der freie im Blutplasma gelöste und der an den roten Blutfarbstoff locker gebundene Sauerstoff),

4. **Stickstoff** und 5. **Schwefel** (in den Eiweißstoffen und ihren Stoffwechselprodukten),

6. **Phosphor** (hauptsächlich in den phosphorsauren Salzen der Knochen, in manchen Eiweißarten, den Nucleïnen und Pseudonucleïnen, sowie in den fettähnlichen Phosphatiden),

7. **Eisen** (im roten Blutfarbstoff und in seinen Zersetzungsprodukten),

8. **Natrium** (hauptsächlich in den Salzen der Gewebeflüssigkeiten),

9. **Kalium** (hauptsächlich in den Salzen der Gewebezellen),

10. **Calcium** und 11. **Magnesium** (hauptsächlich in den Salzen der Knochen),

12. **Chlor** (meist an Natrium gebunden in den Gewebeflüssigkeiten, ferner in der Salzsäure des Magensaftes),

13. **Jod** (in Verbindungen der Schilddrüse),

14. **Fluor** (im Fluorcalcium der Zähne und Knochen),

15. **Silicium** (in unbekannten Verbindungen der Haare).

Andere Elemente, die gelegentlich in Spuren im Körper zu finden sind, sind als zufällige Bestandteile anzusehen.

Die ersten sieben der aufgezählten Elemente heißen die organogenen Elemente, weil sie die organischen Verbindungen unseres Körpers bilden.

Die im menschlichen Körper vorkommenden chemischen Verbindungen lassen sich vom physiologischen Gesichtspunkte aus in folgende drei Gruppen teilen:

1. Anorganische Verbindungen, die durch die Lebensvorgänge nicht so verändert werden, daß sie dem Körper als Energiequelle für seine Leistungen dienen können (Wasser, Salze).

Ihre Bedeutung für das Leben liegt vorwiegend darin, daß sie die physikalischen Lebensbedingungen schaffen; sie beteiligen sich zwar auch an chemischen Umsetzungen, doch wird dabei niemals nutzbare Energie gewonnen.

2. Organische Verbindungen, die als Energiequelle für den Organismus dienen (Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate).

Die in ihnen enthaltene chemische Energie wird bei ihrer physiologischen Verbrennung in kinetische Energie umgesetzt und befähigt den Organismus zu seinen Leistungen.

3. Verbindungen, die bei der physiologischen Verbrennung entstanden und zur Ausscheidung aus dem Körper bestimmt sind (Kohlensäure, Harnstoff und andere).

§ 1. Anorganische Verbindungen des Körpers.

1. Wasser, H_2O,

ist zu 65—70 % im menschlichen Körper vorhanden; es wird größtenteils mit der Nahrung eingeführt, entsteht aber auch zu einem kleinen Teil bei der physiologischen Verbrennung.

Der Wassergehalt der meisten Gewebe und des Blutes beträgt 70 bis 80%; einen geringeren Gehalt haben Knochen (50%) und Fettgewebe (15%), einen größeren Lymphe (94%), Glaskörper (98,7%) und Cerebrospinalflüssigkeit (99%).

Das Wasser im tierischen Organismus vermittelt:

a) physikalische Vorgänge: Transport der in ihm gelösten oder suspendierten Substanzen; Filtrations- und Diffusionsvorgänge; Wärmeabgabe durch Verdunsten von der Körperoberfläche;

b) chemische Vorgänge: hydrolytische Spaltung; chemische Wechselwirkung der gelösten Stoffe;

c) physikalisch-chemische Vorgänge: elektrolytische Spaltung; Quellung, die den für die Gewebe eigenartigen festweichen Aggregatzustand bedingt.

2. **Salze.**

Die im menschlichen Körper enthaltenen Salze sind nach ihrem Vorkommen einzuteilen in:

a) Salze, die vorwiegend in den **Gewebeflüssigkeiten** (Blut, Lymphe) enthalten sind.

Diese Salze sind, wie alle gelösten Elektrolyte, mehr oder weniger ionisiert, d. h. in elektrisch gegensätzlich geladene Ionen, Kationen und Anionen, gespalten.

Die wichtigsten dieser Salze sind:

Natriumchlorid (Kochsalz, NaCl), in den Gewebeflüssigkeiten zu 0,6 %, und zwar zu 4/5 ionisiert enthalten. Es dient zur Lösung gewisser Eiweißkörper (Globulin) und schafft hauptsächlich den osmotischen Druck der Körpersäfte, der dem osmotischen Druck der Zellen das Gleichgewicht hält; dadurch verhindert es den Eintritt von Wasser in die Zellen. In reinem Wasser sterben alle Gewebe unter Quellung rasch ab; bei der Untersuchung lebender Gewebe verwendet man deshalb die sogenannte physiologische Kochsalzlösung (0,6%ig für Kaltblüter, 0,9%ig für Warmblüter) oder die Ringersche Lösung (siehe S. 36), die auch hauptsächlich Kochsalz enthält.

Aus Kochsalz wird auch von den Magendrüsen die Salzsäure des Magensaftes gebildet.

Natriumkarbonat (Soda, Na_2CO_3) und **Natriumbikarbonat**, $NaHCO_3$, in den Gewebesäften zu 0,2—0,3% enthalten, verleihen diesen Säften ihre basische Natur und sind Träger der bei der physiologischen Verbrennung entstandenen Kohlensäure (siehe S. 58).

Natriumsalze sind auch notwendig zur Erhaltung der Erregbarkeit der Muskeln und Nervenfasern.

Saures Calciumkarbonat, $Ca(HCO_3)_2$, hat auch Bedeutung als Kohlensäureträger für den Gaswechsel bei der Atmung und ist beteiligt bei der Blutgerinnung.

Lösliche Kalksalze zusammen mit Natriumsalzen sind ferner notwendig

zur Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenzellen und der Endorgane motorischer Nerven.

b) Salze, die vorwiegend in den **Gewebezellen** enthalten sind; sie bedingen hier osmotischen Druck:

Kaliumchlorid, KCl, ist in den Zellen die wichtigste Chlorverbindung.

Kaliumphosphat (wahrscheinlich sekundäres Orthophosphat, K_2HPO_4) ist ein wichtiger Bestandteil aller Zellen; fraglich ist, ob es nur im Zellsaft gelöst oder zum Teil auch an die organisierten Bestandteile der Zellen gebunden ist.

c) Salze, die hauptsächlich in den **Knochen** vorkommen:

Neutrales Calciumphosphat, $Ca_3(PO_4)_2$, der mineralische Hauptbestandteil des Skeletts, von dem es etwa ein Fünftel des Gewichts ausmacht.

Neutrales Calciumkarbonat, $CaCO_3$, gehört zu den Salzen der Knochen, bildet ferner die Gehörsteinchen, den Gehirnsand.

Magnesiumkarbonat und -phosphat, $MgCO_3$ und $Mg_3(PO_4)_2$, finden sich in den Knochen und auch sonst als Begleiter der Kalksalze, treten aber der Menge nach gegen die Kalksalze zurück.

Nur in den Muskeln und in der Thymus sind mehr Magnesiumsalze, als Kalksalze enthalten.

Die Salze des Körpers können vielfach nur durch Verbrennen der Organe für die chemische Analyse zugängig gemacht werden. Verbrennt man ein Organ, so bleibt **Asche** zurück; diese enthält

1. Salze, die schon als solche ursprünglich in dem Organ vorhanden waren (Chloride, neutrale Karbonate und Phosphate).
2. Salze, die beim Veraschen aus anderen Salzen entstehen. (Neutrale Karbonate entstehen z. B. aus sauren.)
3. Salze, die durch Verbrennen organischer Substanzen entstehen. (Ein Teil der Sulfate und Phosphate entsteht durch Verbrennen von Eiweiß und Phosphatiden.)
4. Eisenoxyd, das dem Blutfarbstoff entstammt.

Die Gesamtasche des Körpers beträgt 5% des Körpergewichts; hiervon entfallen $^4/_5$ auf die Asche des Skeletts, $^1/_{10}$ auf die der Muskeln. Hauptsächlich sind in der Asche Phosphate enthalten (Calciumphosphat der Knochen), weniger Chloride (Natriumchlorid) und Karbonate, in geringen Mengen Sulfate und Eisenoxyd.

Der Aschengehalt der Knochen beträgt 25%, der meisten anderen Organe 0,7—1,5%; er schwankt je nach Alter, Ernährungszustand u. a.

Durch Dialyse gewinnt man oft ein richtigeres Bild vom Salzgehalt als durch Veraschen.

3. Von freien anorganischen Säuren kommt vor:

1. **Salzsäure,** HCl, aus Chlornatrium gebildet und durch die Magendrüsen in den Magensaft abgesondert.

2. **Kohlensäure,** CO_2, im Wasser des Organismus als H_2CO_3 gelöst (siehe auch S. 58).

§ 2. Organische energieliefernde Verbindungen des Körpers.

I. Die Kohlehydrate.

Ihr Name hat keine Beziehung zu ihrer chemischen Konstitution, sondern sagt nur aus, daß in ihnen Kohlenstoff und außerdem Wasserstoff und Sauerstoff im gleichen Verhältnis wie im Wasser vorkommen. Sie enthalten im Mittel 42,1% Kohlenstoff, 6,4% Wasserstoff, 51,5% Sauerstoff.

Die Kohlehydrate werden eingeteilt in Monosaccharide, Disaccharide und Polysaccharide.

Die ersten beiden heißen auch Zucker, sie schmecken mehr oder weniger süß, sind löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether, sie kristallisieren und diffundieren. Die Polysaccharide sind in Wasser unlöslich oder geben nur kolloidale Lösungen, sie diffundieren nicht und kristallisieren nicht.

Die physiologisch wichtigsten **Monosaccharide** sind die **Hexosen** ($C_6H_{12}O_6$), d. s. Pentaoxyaldehyde (Aldehydzucker, Aldohexosen), und Pentaoxyketone (Ketonzucker, Ketohexosen) mit je 6 Atomen Kohlenstoff im Molekül; sie haben die Strukturformel:

Aldehydzucker: CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . CHOH . **COH**
Ketonzucker: CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . **CO** . CH_2OH.

Es gibt auch Monosaccharide mit mehr oder weniger als 6 Atomen Kohlenstoff im Molekül; von diesen kommen noch die Pentosen (mit 5 Atomen Kohlenstoff) in manchen Nucleïnsäuren chemisch gebunden und in pathologischen Fällen im Harn auch frei vor.

Synthetisch sind die Monosaccharide darzustellen durch Kondensation von Formaldehyd, CH_2O, oder von Glycerinaldehyd, $C_3H_6O_3$.

Eigenschaften der Hexosen:

1. Sie sind **optisch aktiv,** d. h. ihre Lösungen drehen die Ebene des polarisierten Lichtes; von den physiologisch wichtigsten drehen Traubenzucker (Dextrose) und Galaktose nach rechts, Fruchtzucker (Lävulose) nach links.

Die optische Aktivität ist bedingt durch asymmetrische Kohlenstoffatome, d. s. Kohlenstoffatome, deren 4 Valenzen durch 4 verschiedene Radikale oder Atome gebunden sind.

2. Die Hexosen werden, wie alle Aldehyde und Ketone, leicht oxydiert.

Dabei entstehen aus den Aldohexosen zuerst einbasische, dann zweibasische Säuren, aus den Ketohexosen aber sogleich Substanzen von weniger Kohlenstoffatomen im Molekül.

Auf der Oxydierbarkeit der Zucker beruht ihr Nachweis durch die **Reduktionsproben,** von denen die wichtigsten sind:

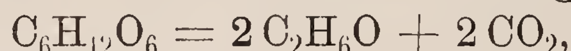
a) **Trommersche Probe:** Zuckerlösung mit Natronlauge und Kupfersulfat versetzt und gekocht gibt einen ziegelroten oder gelben Niederschlag, indem das aus dem Kupfersulfat entstandene Kupferoxydhydrat zu unlöslichem rotem Kupferoxydul oder gelbem Kupferoxydulhydrat reduziert wird.

b) **Böttgersche Probe:** Basisch salpetersaures Wismutoxyd, mit Zucker in alkalischer Lösung gekocht, wird zu metallischem Wismut reduziert (schwarzer Niederschlag).

3. Die Hexosen verbinden sich, wie Aldehyde und Ketone, in essigsaurer Lösung mit Phenylhydrazin ($H_2N . NH . C_6H_5$) unter Abspaltung von Wasser und Wasserstoff zu **Osazonen.**

Diese sind durch Kristallform und Schmelzpunkt wohlcharakterisierte Verbindungen, die zum Nachweis der Zucker dienen können.

4. Durch Hefepilze werden fast alle in der Natur vorkommenden Hexosen in Alkohol und Kohlensäure zerlegt (**Alkoholgärung**):



$$C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2,$$

durch Spaltpilze (Bacterium lactis) die meisten in Milchsäure (Milchsäuregärung).

Verbindungen der Hexosen:

a) mit Basen heißen Saccharate. Die Bleisaccharate sind in Ammoniak unlöslich und dienen daher zur Fällung der Zucker;

b) mit Alkoholen, Phenolen, Aldehyden, organischen Säuren heißen Glykoside; sie zerfallen leicht durch Kochen mit Säuren oder durch Einwirkung mancher Fermente unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten.

Es gibt im ganzen 32 isomere Hexosen, von denen aber nur wenige in der Natur vorkommen.

Die im menschlichen Körper hauptsächlich vorkommende Hexose ist der Traubenzucker.

Galaktose kommt nicht als solche, aber als Bestandteil des Milchzuckers (siehe Seite 15) vor, Fruchtzucker findet sich nur in Spuren.

Der **Traubenzucker** (Glykose oder Dextrose) ist der Aldehyd des Sorbits, eines sechswertigen Alkohols.

Traubenzucker ist optisch rechtsdrehend (daher Dextrose genannt), er unterliegt der Alkoholgärung; er bildet mit Phenylhydrazin das in Büscheln kristallisierende, bei 204° C. schmelzende Phenylglykosazon:

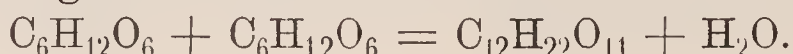


$$CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . C(NNHC_6H_5) . CH(NNHC_6H_5).$$

Traubenzucker kommt zu etwa 0,1 % im Blut und in der Lymphe vor. Meist in Form des Traubenzuckers werden die Kohlehydrate im Körper durch den Blutkreislauf von einem Ort zum anderen transportiert (aus dem Darm in die Leber, von da zu den Geweben, wo die physiologische Verbrennung stattfindet). Pathologisch kommt er, oft sehr reichlich, im Harn vor (Diabetes mellitus).

Inosit ($C_6H_{12}O_6$), eine süßschmeckende Substanz, gehört nicht zu den Zuckern, denn er hat eine ringförmig geschlossene Kohlenstoffkette: sechs zu einem Ring gruppierte Gruppen — CH(OH) —, und ist daher Hexahydrohexaoxybenzol. Inosit findet sich in Muskeln, seine physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Die **Disaccharide** oder Hexobiosen, $C_{12}H_{22}O_{11}$, sind Verbindungen, deren Molekül durch Vereinigung zweier Moleküle Monosaccharide gleicher oder ungleicher Art unter Wasseraustritt entsteht:



$$C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 = C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O.$$

Hierher gehören:

Rohrzucker (Saccharose) = Traubenzucker + Fruchtzucker;
Milchzucker (Laktose) = Traubenzucker + Galaktose;
Malzzucker (Maltose) = Traubenzucker + Traubenzucker.

Durch Kochen mit Säuren, durch manche Fermente werden diese Zucker unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten zerlegt. Sie sind optisch rechtsdrehend; mit Ausnahme des Rohrzuckers reduzieren sie auch und bilden besondere Osazone. Die Doppelzucker unterliegen nicht direkt der Hefegärung.

Der **Milchzucker** ist ein spezifisches Produkt des Tierkörpers; er entsteht durch die Tätigkeit der Milchdrüsenzellen und kommt normalerweise nur in der Milch vor.

Er schmeckt wenig süß, löst sich etwas schwerer in Wasser als die anderen Zucker; er wird durch Bacterium lactis gespalten (Milchsäuregärung), ferner durch den Kefirpilz, welch letzterer auch eine Alkoholgärung bewirkt.

Rohrzucker hat Bedeutung als Nahrungsmittel, **Malzzucker** auch und entsteht bei der Verdauung der Stärke.

Die **Polysaccharide** sind Verbindungen, deren Molekül durch Vereinigung vieler Moleküle einfacher Zucker unter Wasseraustritt entsteht. Ihre allgemeine Formel ist $n(C_6H_{12}O_6)-(n-1)H_2O$, worin n die noch unbekannte Zahl der Monosaccharid-Moleküle bedeutet, die im Polysaccharid-Molekül vereinigt sind. Ist n sehr groß, so ist die Formel annähernd $n(C_6H_{10}O_5)$.

Hierher gehören: Vegetabilische Stärke (Amylum), tierische Stärke (Glykogen), Dextrine, Cellulose, Gummi, Inulin.

Die Polysaccharide sind teils unlöslich in Wasser (Cellulose), teils quellen sie darin auf zu klebrigen Flüssigkeiten (Stärke, Gummi), teils sind sie löslich, diffundieren aber nicht und werden durch Alkohol gefällt (Glykogen, Dextrine). Sie reduzieren nicht (mit Ausnahme einiger Dextrine) und geben keine Hefegärung. Kochen mit starken Mineralsäuren spaltet sie in Monosaccharide; manche Fermente (Diastase, Ptyalin) zerlegen sie in Disaccharide. Mit J o d geben die meisten Polysaccharide Farbenreaktionen: Stärke blau, Glykogen braunrot, Dextrin blau oder rot, Cellulose nach Behandeln mit konz. Schwefelsäure blau.

Von den Polysacchariden kommt im menschlichen Körper nur das **Glykogen** vor; es findet sich vorwiegend in der Leber und in den Muskeln, und entsteht da durch die anhydrische Vereinigung vieler Moleküle Dextrose. Glykogen zerfällt beim Kochen mit Säuren nur in Dextrose.

Die resorbierte Lävulose und Galaktose werden erst in Dextrose umgewandelt und dann auch zur Glykogenbildung benützt.

Glykogen löst sich in Wasser mit starker Opalescenz, es wird durch Alkohol gefällt. Es ist optisch rechtsdrehend. Es gibt mit Jod eine braunrote Färbung, die beim Erhitzen verschwindet, bei Abkühlen wieder

auftritt. Saccharifizierende Fermente (Diastase, Ptyalin) spalten es unter Wasseraufnahme und Bildung von Dextrinen als Zwischenprodukten in Maltose.

Zweck der Glykogenbildung im Tierkörper ist die Aufspeicherung von Kohlehydraten in einer für die gegebenen Verhältnisse unlöslichen Form (gerade so wie Kohlehydrate in der Pflanze als Stärke aufgespeichert werden).

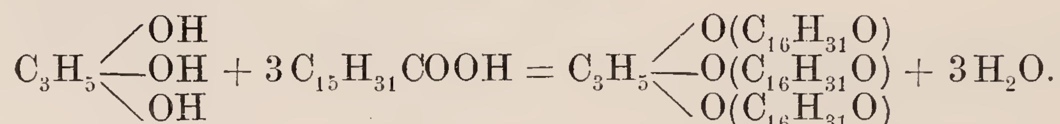
Stärke und Dextrine, d. s. auch Polysaccharide des Traubenzuckers, haben Bedeutung als Nahrungsmittel, Cellulose ist Grundsubstanz der Holzfasern. Inulin ist das Polysaccharid des Fruchtzuckers. Ein der Cellulose nahestehendes Kohlehydrat findet sich in den Hüllen der Tunicaten.

2. Die Fette

sind im Mittel zusammengesetzt aus 76,0 % Kohlenstoff, 12,5 % Wasserstoff, 11,5 % Sauerstoff; sie sind Fettsäureester des Glycerins. Die wichtigsten Fettsäuren, die sich an dieser Esterbildung beteiligen, sind:

Palmitinsäure: $C_{15}H_{31}COOH$; Stearinsäure: $C_{17}H_{35}COOH$;
Oleïnsäure: $C_{17}H_{33}COOH$.

Glycerin, $CH_2OH.CHOH.CH_2OH$, ist ein dreiwertiger Alkohol, der drei Moleküle Fettsäure binden kann:



$$C_3H_5\begin{cases}OH\\OH\\OH\end{cases} + 3\,C_{15}H_{31}COOH = C_3H_5\begin{cases}O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\end{cases} + 3\,H_2O.$$

Die Glycerinester der Palmitin-, Stearin- und Oleïnsäure heißen Palmitin, Stearin und Oleïn, und die Mischung dieser drei ist das Fett in gewöhnlichem Sinne.

Stearin schmilzt bei 71,5°, Palmitin bei 62°, Oleïn bei 0°. Je nach dem Mischungsverhältnis von Stearin und Palmitin einerseits, Oleïn andererseits sind die natürlichen Fette bei Zimmertemperatur fest, wie der Talg und die Butter, oder sie sind flüssig und heißen dann Oele.

In geringen Mengen kommen in tierischen Fetten auch noch die Glyceride der Buttersäure ($C_4H_8O_2$), Kapronsäure ($C_6H_{12}O_2$), Kaprylsäure ($C_8H_{16}O_2$), Kaprinsäure ($C_{10}H_{20}O_2$) und Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$) vor.

Die Fette sind unlöslich in Wasser und kaltem Alkohol, leicht löslich in heißem Alkohol und in Aether. Stearin und Palmitin erstarren nach dem Schmelzen in Nadeln kristallisierend. Beim Erhitzen geben die Fette das widerlich riechende Akroleïn, ein Zersetzungsprodukt des Glycerins. Mit Osmiumsäure färben sich die oleïnreichen Fette schwarz.

Beim Kochen mit Laugen, besonders leicht in alkoholischer Lösung, ferner unter dem Einfluß mancher Fermente (Steapsin des Pankreassaftes) zerfallen die Fette unter Wasseraufnahme in Glycerin und freie Fettsäuren; letztere verbinden sich mit dem vorhandenen Alkali zu fettsauren Salzen, den Seifen (Natronseife: feste Seife; Kaliseife: Schmierseife).

Sind die Fette ranzig, d. h. enthalten sie freie Fettsäuren, so werden sie, wenn man sie flüssig oder geschmolzen mit Wasser und wenig Soda mischt, emulgiert, d. h. staubfein verteilt, so daß eine milchige Flüssigkeit entsteht. Da die Emulgierung an die Anwesenheit von Seifen geknüpft ist, die durch Bindung der freien Fettsäuren an Alkali entstehen, so emulgiert ganz neutrales Fett nicht.

Fette kommen fast überall im Körper vor, meist in Zellen abgelagert. Der Fettgehalt der Gewebe ist abhängig vom Ernährungszustand.

Im mageren Fleisch findet man z. B. wenig über 1% Fett, während der Fettgehalt des Fleisches gemästeter Tiere über 30% betragen kann. Besonders mächtige Fettlager sind: das Unterhautzellgewebe, das Mesenterium und das Knochenmark (Fettgewebe), die bis zu 80% Fett enthalten können.

Die physiologische Bedeutung der Fette ist folgende:

a) Sie dienen bei ihrer physiologischen Verbrennung als Energiequelle.

b) Sie schützen als schlechte Wärmeleiter im Panniculus adiposus den Körper vor starker Abkühlung.

c) Sie dienen als Schutzhüllen und Widerlager für empfindliche Organe (Augen, Nieren).

Zu den Fetten in naher Beziehung stehen das Cholesterin und die Phosphatide, deren wichtigste die Lecithine sind.

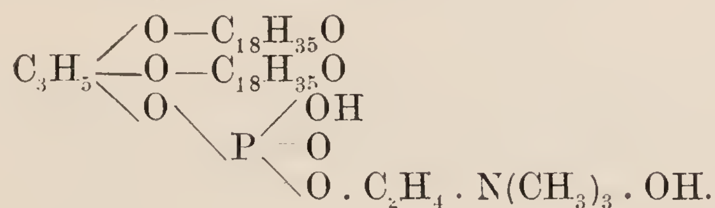
Cholesterin ist ein einwertiger Alkohol unbekannter Konstitution, von der empirischen Formel $C_{27}H_{45}(OH)$.

Es kristallisiert in rhombischen Tafeln, ist löslich in heißem Alkohol und in Aether. Mit konz. Schwefelsäure und wenig Jodlösung angefeuchtet färben sich die Cholesterinkristalle blau, grün und rot.

Cholesterin kommt überall im Organismus vor, hauptsächlich in der Gehirn- und Nervensubstanz, ferner in der Galle. Mit Fettsäuren bildet es durch Laugen schwer verseifbare Ester, die in geringen Mengen überall im Körper verbreitet sind; diese Ester sind auch in den Haut- und Haarfetten (Lanolin) enthalten, wozu sie sich besonders eignen, weil sie nicht ranzig werden.

Lecithine sind esterartige Verbindungen der Glycerinphosphorsäure mit zwei Fettsäureradikalen einerseits und einer Ammoniumbase, dem Cholin, anderseits. Cholin ist Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd.

Das Stearinsäurelecithin z. B. hat die Formel:



Lecithin ist unlöslich in Wasser, quillt aber darin zu den sogenannten Myelinfiguren auf; es ist löslich in Alkohol und Aether; es hat wachsartige Konsistenz und zeigt nur bei sehr niedriger Temperatur undeutliche Kristallisation. Mit Säuren oder Alkalien gekocht wird es zerlegt in Fettsäure, Glycerin, Phosphorsäure und Cholin.

Aus dem Cholin entsteht durch Reduktion das Neurin, durch Oxydation das Muskarin. Cholin, Neurin und Muskarin sind giftig.

Lecithin ist, vielleicht teilweise im Protoplasma gebunden, wesentlicher Bestandteil aller tierischen Zellen. In größeren Mengen kommt es im Gehirn, Rückenmark, Nervenmark und Vogeleidotter vor. Das Lecithin im Nervensystem ist nicht, wie das Fett im Fettgewebe, als Reservematerial für die physiologische Verbrennung abgelagert, denn es schwindet nicht im Hunger.

Die als Protagon und als Jekorin bezeichneten Substanzen sind Gemenge, die auch phosphorhaltige Verbindungen unbekannter Konstitution enthalten. Die physiologische Bedeutung dieser Substanzen ist unbekannt. Es gibt auch noch phosphorfreie, stickstoffhaltige fettähnliche Stoffe (Cerebroside im Gehirn u. a.), über deren Konstitution aber nichts bekannt ist.

Cholesterin und Lecithin werden Zelllipoide genannt; auf dem Gehalt an einem Gemisch dieser Lipoide beruht die allen lebenden Zellen eigentümliche Semipermeabilität, d. i. ihre Eigenschaft, nur solche Stoffe, die in einem geschmolzenen Gemisch der Zelllipoide löslich sind, durch einfache Osmose in sich aufzunehmen und durch sich hindurchzulassen.

Zu den fettartigen Körpern gehören auch noch einige als Pigmente im Körper abgelagerte Farbstoffe, die Chromophane oder Lipochrome genannt werden.

3. Die Eiweißstoffe.

Sie haben ihren Namen von ihrem Vorkommen im Weißen des Hühnerei.

A. Chemische Zusammensetzung des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe enthalten im Mittel: Kohlenstoff 53%, Wasserstoff 7%, Stickstoff 16%, Sauerstoff 23%, Schwefel 0,3—2,4%.

Als Endprodukte der hydrolytischen Spaltung der Eiweißstoffe, z. B. durch Kochen mit Säuren, entstehen **Aminosäuren**, d. s. organische Verbindungen, die im Molekül ein- oder mehrmals die saure Karboxylgruppe —COOH, und ein- oder mehrmals die basische Aminogruppe $—NH_2$ enthalten.

Die wichtigsten dieser Bausteine des Eiweiß sind:

1. Aminosäuren der Fettreihe.

a) Einbasische Monoaminosäuren:

Glykokoll oder **Glycin**, Aminoessigsäure, $NH_2 . CH_2 . COOH$, kommt besonders unter den Spaltungsprodukten des Leims vor.

Alanin, Aminopropionsäure, $CH_3 . CH(NH_2) . COOH$.

Serin, Aminoäthylenmilchsäure, $CH_2(OH) . CH(NH_2) . COOH$.

Leucin, Aminoisokapronsäure, $(CH_3)_2 : CH . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, kristallisiert rein dargestellt in glänzenden Plättchen.

b) Zweibasische Monoaminosäuren:

Asparaginsäure, Aminobernsteinsäure, $COOH . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, ist als Amid (Asparagin) in Pflanzen viel verbreitet.

Glutaminsäure, Aminoglutarsäure, $COOH . CH_2 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$.

c) Einbasische Diaminosäuren:

Ornithin, Diaminovaleriansäure, $CH_2(NH_2) . (CH_2)_2 . CH(NH_2) . COOH$.
Lysin, Diaminokapronsäure, $CH_2(NH_2) . (CH_2)_3 . CH(NH_2) . COOH$.

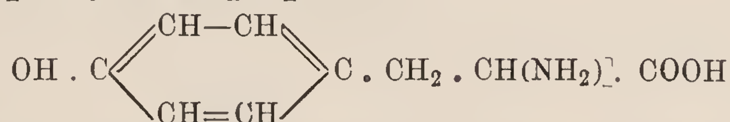
d) Aminosäure mit Guanidinkern: **Arginin,** Guanidinaminovaleriansäure:

$$NH_2 . C(NH) . NH . CH_2 . CH_2 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH.$$

e) Schwefelhaltige Aminosäure: **Cystin,** Dithiodiaminodimilchsäure, $HOOC . (NH_2)CH . CH_2 . S . S . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, eine Substanz, die pathologisch auch im Harn vorkommt. Der Schwefel des Eiweiß ist vielleicht noch in anderen Atomkomplexen vorhanden, als in dem des Cystins.

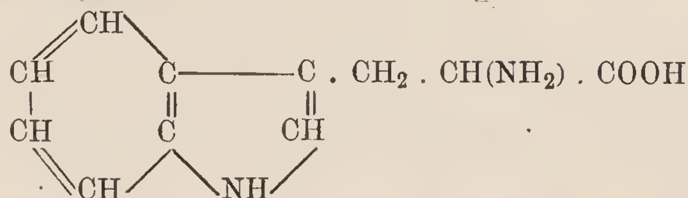
2. Aminosäuren von zyklischen Verbindungen.
Sie enthalten Aminopropionsäure in Verbindung mit einem Benzol- oder einem Benzopyrrol- oder einem Imidazolkern:

Tyrosin, Oxyphenylaminopropionsäure,



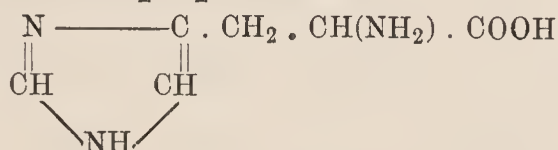
färbt sich mit Millons Reagens (siehe Seite 22) rot, kristallisiert in büschelförmigen Kristallaggregaten.

Tryptophan, Indolaminopropionsäure,

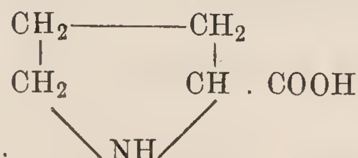


aus dem durch Einwirkung von Chlor oder Brom ein roter Farbstoff entsteht, und aus dem bei der Eiweißfäulnis Indol und Skatol gebildet wird.

Histidin, Imidazolaminopropionsäure,



Ferner findet sich unter den Spaltungsprodukten des Eiweiß eine Säure mit Pyrrolidinkern, nämlich **Pyrrolidinkarbonsäure,** Prolin,



Die Aminosäuren sind amphotere Elektrolyte, die sowohl mit Basen wie mit Säuren Salze bilden. Sie binden sich auch untereinander, indem das $—COOH$ eines Moleküls mit dem $—NH_2$ eines anderen sich unter Wasseraustritt verbindet; solche Verbindungen nennt man **Peptide.** Man unterscheidet **Dipeptide** und **Polypeptide,** je nachdem zwei oder mehrere Aminosäuremoleküle im Peptidmolekül verbunden sind. Als Beispiel eines Dipeptids sei erwähnt das Glycylglycin.



$$NH_2 . CH_2 . CO . NH . CH_2 . COOH.$$

Die Eiweißstoffe sind wahrscheinlich auch hochmolekulare komplizierte Polypeptide verschiedener, teils aliphatischer, teils hexakarbozyklischer, teils heterozyklischer Aminosäuren; sie verhalten sich dementsprechend auch wie amphotere Elektrolyte. Fraglich ist allerdings, ob schon alle Bausteine des Eiweiß bekannt sind.

Bei der hydrolytischen Spaltung der Eiweißstoffe, besonders der durch Verdauungsfermente, treten Zwischenprodukte auf, die als unentwirrbare Gemische verschiedenartiger komplizierter Polypeptide aufgefaßt und **Proteosen** genannt werden. Sie zeigen dieselben allgemeinen Eigenschaften, wie die Eiweißstoffe, und werden deshalb auch zu den Eiweißstoffen gerechnet; vom unverdauten Eiweiß unterscheiden sie sich dadurch, daß ihre einzelnen Moleküle kleiner sind, und daß sie leichter löslich, leichter diffusibel und schwerer fällbar sind. Nach ihrer Fällbarkeit (siehe unten) teilt man sie noch ein in

1. die leichter fällbaren **Albumosen**, die man in primäre Albumosen (Prot- und Heteroalbumosen) und sekundäre Albumosen einteilt;
2. die schwerer fällbaren **Peptone**.

B. Physikalische Eigenschaften des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe sind meist löslich in Wasser, verdünnten Salzlösungen, schwach alkalischen oder sauren Lösungen, meist unlöslich in Alkohol, ganz unlöslich in Aether. Besonders leicht löslich sind die Peptone. Die Eiweißlösungen sind kolloidal.

Es lösen sich:
- in reinem Wasser: Albumine, einige Globuline, Hämoglobin, die meisten Proteosen,
- in verdünnter Salzlösung: die meisten Globuline,
- in schwach alkalischer Lösung: Muein, Nucleoproteïde, Kaseïn,
- in schwach alkalischer und saurer Lösung: Acidalbumine, Alkalialbuminate.

Unlöslich sind: Fibrin, koaguliertes Eiweiß, die meisten Albuminoide.

Die Eiweißstoffe und Proteosen sind optisch aktiv und zwar meistens linksdrehend.

Sie diffundieren schwer oder gar nicht durch tierische und pflanzliche Membranen; am leichtesten diffundieren die Peptone.

Sie sind zum Teil kristallisierbar, wenn auch schwierig. Kristalle sind bisher erhalten worden von Hämoglobin, Vitellin, Eier- und Serumalbumin, vielen Pflanzeneiweißstoffen.

C. Reaktionen zum Nachweis des Eiweiß.

I. Fällungsreaktionen:

1. Fällungen ohne Veränderung der Löslichkeit des Eiweiß: Fällung durch **Aussalzen.**

Die meisten Eiweißstoffe werden durch Sättigung ihrer Lösungen mit Neutralsalzen (Magnesiumsulfat, Ammoniumsulfat u. a.) gefällt.

Das Aussalzen beruht hauptsächlich darauf, daß die Salze dem Eiweiß das Lösungsmittel entziehen, jedoch kommen dabei auch chemische Prozesse vor (beim Aussalzen mit Ammoniumsulfat wird Ammoniak frei). Durch vorsichtiges Aussalzen kann man manche Eiweißstoffe zur Kristallisation bringen.

2. Fällungen mit Veränderung der Löslichkeit des Eiweiß:

a) Das Eiweiß geht in eine unlösliche Modifikation über: Fällung durch **Koagulation**, und zwar

α) durch **Erhitzen**, besonders bei schwach angesäuerter Lösung.

Die Koagulationstemperaturen liegen zwischen 50^0 und 80^0; sie sind abhängig von der Art des Eiweiß, von der Konzentration, dem Salzgehalt und der Reaktion der Lösung.

β) durch längere Einwirkung von **Alkohol.**

b) Das Eiweiß bildet unlösliche Verbindungen mit anderen Stoffen.

α) Fällung durch **Schwermetallsalze**: Eisenchlorid, Kupfersulfat, Bleiacetat, Sublimat u. a.; das Eiweiß hat dabei die Rolle einer schwachen Säure.

β) Fällung durch **Mineralsäuren**: Salpetersäure, Metaphosphorsäure; das Eiweiß wirkt dabei als schwache Base.

γ) Fällung durch **Alkaloidreagentien**: Ferrocyanwasserstoffsäure, Gerbsäure, Pikrinsäure, Phosphorwolframsäure, Kaliumquecksilberjodid mit Salzsäure u. a.; das Eiweiß hat dabei auch die Rolle einer schwachen Base.

Die Alkaloidreagentien haben ihren Namen deshalb, weil sie auch auf Alkaloide fällend wirken.

Die Fällungsreaktionen sind bei den verschiedenen Eiweißarten nicht alle in gleicher Weise wirksam.

Durch Hitzekoagulation aus ihren Lösungen fällbar sind z. B. Albumine, Globuline und Hämoglobin, nicht aber Alkalialbuminate, Acidalbumine, Mucin, Kaseïn, Leim, Albumosen und Peptone.

Durch Aussalzen mit Ammoniumsulfat sind alle Eiweißarten und Albumosen fällbar, nicht aber die Peptone.

Die primären Albumosen werden noch durch 2%ige Kupfersulfatlösung gefällt, die sekundären nicht.

Die Peptone sind überhaupt durch kein anderes Fällungsmittel als durch einige Alkaloidreagentien (Gerbsäure, Phosphorwolframsäure) fällbar.

II. **Farbenreaktionen:**

1. Biuretreaktion. Mit Natronlauge und verdünnter Kupfersulfatlösung färbt sich Eiweißlösung violett, Peptonlösung rosarot.

Biuret, ein Harnstoffderivat, und manche der synthetisch dargestellten Polypeptide geben auch diese Reaktion.

2. Millonsche Reaktion. Salpetrigesäurehaltige Merkurinitratlösung färbt Eiweiß beim Kochen rot nach vorheriger Fällung.

Die Färbung beruht auf den Oxyphenylgruppen im Eiweiß (Tyrosin).

3. Xanthoproteïnreaktion. Mit starker Salpetersäure gekocht färbt sich Eiweiß hellgelb, nach Uebersättigen mit Ammoniak dunkelgelb. Diese Reaktion beruht auf den Benzolkernen im Eiweiß.

4. Adamkiewiczsche Reaktion. In verdünnter Glyoxylsäure oder in glyoxylsäurehaltigem Eisessig gelöst, gibt Eiweiß mit konz. Schwefelsäure rotviolette Färbung; sie ist bedingt durch die Tryptophangruppe.

III. **Biologische Reaktionen.**

Native Eiweißstoffe einer Tierart, parenteral, d. i. mit Umgehung der Verdauung direkt ins Blut des Organismus einer anderen Tierart eingeführt bewirken als Antigene (siehe auch S. 54) die Bildung von Abwehrstoffen oder Antikörpern im Blutserum, die spezifisch nur mit jener nativen Eiweißart reagieren. Solche Antikörper sind:

1. Präzipitine, die fällend auf jene native Eiweißart wirken.
2. Stoffe, die Anaphylaxie, d. h. Ueberempfindlichkeit gegen die schädigende Wirkung nochmaliger späterer Einführung jener nativen Eiweißart bedingen.

D. Physiologische Bedeutung des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe sind die wichtigsten Bestandteile unseres Körpers, da aus ihnen alle Gewebe und Organe aufgebaut sind. Deshalb werden sie Proteïnstoffe (von πρωτεύω) genannt. Sie bilden die Grundlage der lebendigen Substanz und kommen im Körper teils gelöst in Gewebeflüssigkeiten und Zellsäften, teils fest (mehr weniger gequollen) zu Zellen und Geweben organisiert, vor.

Die Eiweißstoffe (Albuminoide inbegriffen) betragen ungefähr ein Sechstel des Körpergewichts. Etwa die Hälfte der Eiweißstoffe des Körpers entfällt auf die Muskulatur, die 20% Eiweiß enthält. Denselben Eiweißgehalt haben Leber, Milz, Blut. Verhältnismäßig wenig Eiweiß, nur etwa 8%, haben Nerven, Gehirn und Rückenmark. Die Knochen enthalten 14% (meist Kollagen), die Haut 24% (auch meist Kollagen); das Fettgewebe enthält nur wenig (kaum 3%) Eiweiß.

Die Eiweißstoffe (Albuminoide ausgeschlossen), mit der Nahrung dem höheren tierischen Organismus zugeführt, vermögen die im Stoffwechsel verbrauchte stickstoffhaltige Organsubstanz zu ersetzen.

E. Einteilung der Eiweißstoffe.

Die Eiweißstoffe werden eingeteilt in:

1. Proteïne, 2. Proteïde, 3. Proteoide.

I. **Proteïne**

sind die in der Natur vorkommenden Eiweißstoffe in engerem Sinne (genuine oder native Eiweißstoffe).

Hierher gehören: die **Albumine** und die **Globuline**.

Die Albumine sind löslich in Wasser, die meisten Globuline nur in verdünnten Salzlösungen. Die Globuline werden leichter als die Albumine gefällt, z. B. schon durch halbe Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat, zum Teil auch durch sehr verdünnte Säuren, selbst durch Einleiten von Kohlensäure in ihre Lösung.

Zu den Albuminen gehören: Serumalbumin, Eieralbumin, Laktalbumin, Muskelalbumin, die sich voneinander unterscheiden durch Fällbarkeit, Koagulationstemperatur und Drehungsvermögen.

Zu den Globulinen gehören: Serumglobulin, Eierglobulin, Fibrinogen, Myosin, Myogen. Aus Fibrinogen, einem Bestandteil des Blutplasma, entsteht durch Einwirkung des Fibrinferments das unlösliche Fibrin. Myosin und Myogen, Bestandteile der Muskeln, gerinnen bei der Totenstarre zu Myosinfibrin und Myogenfibrin. Globulinähnliche Eiweißstoffe sind auch die Vitelline im Eidotter, ferner die Histone, welch letztere besonders reich an Arginin, Lysin und Histidin sind. Ebenfalls reich an letzteren Stoffen sind die Protamine, die im übrigen den Proteosen ähnlich sind.

Durch Koagulation werden die Proteïne denaturiert. Durch Säuren und durch Alkalien werden sie auch denaturiert und dabei durch Spaltung und innere Umlagerungen, teilweise unter Abspaltung von Schwefel und Ammoniak, umgewandelt in **Albuminate** (Acidalbumin oder Syntonin und Alkalialbuminat). Diese sind fällbar durch Neutralisation ihrer Lösungen.

Die Proteïne unseres Körpers sind vorwiegend im Blut, in der Lymphe und in den serösen Flüssigkeiten gelöst enthalten und bilden da das Material, aus dem die Gewebe das verbrauchte Eiweiß ergänzen. Sie zirkulieren mit dem Blut und der Lymphe durch den Körper und werden daher zirkulierendes Eiweiß genannt, im Gegensatz zu dem festgelegten Organeiweiß, das als „lebendiges Eiweiß“ die wesentlichste Grundlage der lebendigen Substanz bildet.

II. **Proteïde**

sind Verbindungen von Proteïnen mit Stoffen, die nicht Eiweißcharakter haben, die meist kompliziert zusammengesetzt sind und die als prosthetische Gruppen bezeichnet werden.

Zu den Proteïden gehören:

1. **Chromoproteïde**, Verbindungen der Proteïne mit Farbstoffen:

Hämoglobin, der Farbstoff der roten Blutkörperchen, ist die Verbindung eines Eiweißstoffes, des Globins, mit einem eisenhaltigen

organischen roten Farbstoff, dem Hämochromogen. Es hat die elementare Zusammensetzung des Eiweiß und enthält außerdem noch etwa 0,3 % Eisen.

Die Hämoglobine der verschiedenen Tierarten sind alle in Wasser löslich und kristallisieren unmittelbar aus ihren wässerigen Lösungen in verschiedenen Kristallformen.

Mit Sauerstoff bildet das Hämoglobin eine leicht dissoziierbare Verbindung, Oxyhämoglobin genannt, die physiologisch wichtig ist, weil sie zum Sauerstofftransport im Organismus dient.

Das **Oxyhämoglobin**, welches aus dem unter gewöhnlichen Verhältnissen dem Organismus entnommenen Blute erhalten wird, enthält auf 1 Molekül Hämoglobin 1 Molekül Sauerstoff oder auf 1 Atom Eisen 2 Atome Sauerstoff. 1 g dieses Hämoglobins bindet 1,34 cm^3 Sauerstoff. Der Sauerstoff ist nur locker gebunden, so daß Oxyhämoglobin leicht wieder in Hämoglobin und freien Sauerstoff zerfällt.

Durch reduzierende Mittel (Schwefelammonium, Stokes' Reagenz, d. i. weinsaures Eisenoxydul in ammoniakalischer Lösung) wird Oxyhämoglobin reduziert.

Das normale Blut soll den Sauerstoff leichter binden können, als eine Hämoglobinlösung von demselben Gehalt an Hämoglobin, wie das Blut. Das im kreisenden Blute in den roten Blutkörperchen enthaltene Hämoglobin hat jedoch eine innerhalb gewisser Grenzen veränderliche Aufnahmefähigkeit für Sauerstoff.

Oxyhämoglobin in stark verdünnter Lösung hat zwei Absorptionsstreifen im Gelbgrün des Spektrums, zwischen den Fraunhoferschen Linien D und E, reduziertes Hämoglobin nur einen breiten Streifen auch im Gelbgrün.

Methämoglobin ist eine festere Verbindung von Hämoglobin mit Sauerstoff. Es entsteht durch Einwirkung von Ferricyankalium auf Hämoglobin; durch Schwefelammonium wird es zu Hämoglobin reduziert. Es hat vier Absorptionsstreifen, darunter einen charakteristischen im Rot.

An dieselbe Stelle des Hämoglobinmoleküls, an der beim Oxyhämoglobin das Sauerstoffmolekül gebunden ist, kann auch ein Molekül Kohlenoxyd, CO, gebunden werden zu **Kohlenoxydhämoglobin.** Diese Bindung wirkt giftig; Kohlenoxyd hat nämlich 200mal größere Verwandtschaft zum Hämoglobin als Sauerstoff, es verdrängt deshalb den Sauerstoff aus dem Hämoglobin und verhindert so die Bildung des zum Leben unentbehrlichen Oxyhämoglobins. Kohlenoxydhämoglobin ist in Lösung kirschrot, hat ein ähnliches Spektrum wie das Oxyhämoglobin, seine beiden Absorptionsstreifen gehen aber nach Zusatz von Schwefelammonium nicht in den einen Streifen des reduzierten Hämoglobins über. Mit starker Natronlauge gibt Kohlenoxydhämoglobin einen hellroten Niederschlag.

Auch mit Kohlensäure verbindet sich das Hämoglobin zu Karbohämoglobin, aber an anderer Stelle, wie mit Sauerstoff, so daß dadurch der Sauerstoff nicht aus seiner Verbindung mit Hämoglobin verdrängt wird.

Oxyhämoglobin wird durch Säuren und Alkalien zerlegt in seine Komponenten Globin (96 %) und Hämatin (4 %).

Die Verbindung zwischen dem Globin und dem Hämatin in den Körperchen des kreisenden Blutes ist nicht eine konstante, sondern wechselt unter verschiedenen Bedingungen. Bei Sauerstoffhunger (z. B. nach Blutentziehung, bei behinderter Atmung, bei Atmung in verdünnter Luft) enthält die Verbindung relativ mehr Hämatin, weniger Globin; in diesem Falle nimmt auch die Färbekraft des Hämoglobins bezogen auf seinen Eisengehalt ab, und das Sauerstoffbindungsvermögen wird kleiner.

Globin ist ein histonähnlicher Eiweißkörper.

Hämatin, $C_{34}H_{37}N_4O_5Fe$, ist löslich in Alkalien und in alkali- oder säurehaltigem Alkohol; es ist eine noch nicht näher bekannte Pyrrolverbindung.

Die saure braune Hämatinlösung hat dieselben Absorptionsstreifen wie Methämoglobin, aber bei gleichem Eisengehalt der Lösungen etwa doppelt so stark, die alkalische rote dagegen nur einen im Orange.

Durch Schwefelammonium wird das Hämatin zu Hämochromogen reduziert. Hämatin enthält freilich den Sauerstoff fester gebunden als Oxyhämoglobin. Hämatin entspricht also mehr dem Methämoglobin, Hämochromogen dem reduzierten Hämoglobin.

Wird Hämatin mit wenig Kochsalz und Eisessig gekocht, so entstehen beim Abkühlen und Verdunsten des Eisessigs braune Kristalle, die Teichmannschen **Häminkristalle.** Hämin ist ein Chlorid des Hämatins. Diese Reaktion dient zum Nachweis von Blut.

Unter Einwirkung starker Schwefelsäure verliert das Hämatin sein Eisen und es entsteht Hämatoporphyrin, ein roter Farbstoff.

Hämatoidin ist ein in orangefarbigen rhombischen Tafeln kristallisierender Farbstoff, der sich in alten Blutextravasaten aus Blutfarbstoff bildet und der mit dem Gallenfarbstoff Bilirubin identisch sein soll.

Melanine, schwarze Pigmente des Körpers, sollen zum Teil auch Derivate des Hämoglobins sein.

2. **Glykoproteïde**, Verbindungen von Eiweiß mit Kohlehydratderivaten.

Diese Proteïde liefern bei der Spaltung mittels Säuren unter anderem **Glykosamin**, $C_6H_{11}O_5NH_2$, d. i. Aminodextrose, die durch Behandeln mit salpetriger Säure in Dextrose übergeht; es entstammt einem Kohlehydratkomplex der Glykoproteïde, der ein Aminopolysaccharid ist und tierisches Gummi genannt wird.

Zu den Glykoproteïden gehören:

a) Die **Mucine**, Schleimstoffe, Bestandteile der Sekrete von Schleimdrüsen und Schleimhautepithelzellen, sowie der Sehnen und der Nabelschnur, sind in reinem Wasser unlöslich, geben aber infolge ihrer sauren Eigenschaften mit wenig Alkali neutrale fadenziehende Lösungen.

Sie dienen dazu, die Schleimhäute schlüpfrig zu machen und vor mechanischen und chemischen Insulten zu schützen.

b) Die **Mucoide**, die z. B. als Pseudomucin in der Galle, als

Ovomucoid im Eierklar, und als das sogenannte Kolloid vorkommen.

3. **Phosphorproteïde**, Verbindungen von Eiweiß mit phosphorhaltigen Substanzen. Hierher gehören:

a) Die **Nucleïne** und **Nucleoproteïde.**

Die Nucleïne, so genannt, weil sie aus Zellkernen gewonnen werden, sind Verbindungen von Eiweiß mit den Nucleïnsäuren, welch letztere aus Phosphorsäure, Purinbasen (Adenin und Guanin), Pyrimidinbasen (Thymin und Cytosin) und Kohlehydraten (darunter Pentosen) zusammengesetzt sind.

Die Nucleoproteïde sind Verbindungen der Nucleïne mit Eiweiß. Sie finden sich in den Zellen als Bestandteile hauptsächlich des Kerns, aber auch des Protoplasma; aus ihnen besteht das Chromatin des Kerns und wahrscheinlich auch die färbbaren Strukturelemente des Protoplasma. Sie haben stark saure Eigenschaften.

Durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien werden die Nucleïne von den Nucleoproteïden abgespalten, und bei längerem Einwirken dieser Reagentien liefern die Nucleïne Eiweiß, Phosphorsäure und die Purinbasen: Adenin, Guanin, Hypoxanthin, Xanthin, d. s. Verbindungen, die der Harnsäure nahe stehen.

b) Die **Pseudonucleïne** und **Pseudonucleoproteïde.**

Es sind Verbindungen, die den Nucleïnen und Nucleoproteïden analog gebaut sind und sich auch ähnlich verhalten, nur liefern sie unter ihren Spaltungsprodukten zwar Phosphorsäure, aber keine Purinbasen. Hierzu gehört das

Kaseïn, der Käsestoff der Milch. Es wird bei der Milchsekretion von den Milchdrüsenzellen gebildet.

Kaseïn bildet lösliche Verbindungen mit Alkalien, ist fällbar durch schwache Säuren, aber in einem Ueberschuß von Säure wieder löslich.

Durch Einwirkung eines Ferments, des Labs, entsteht aus ihm Parakaseïn, das ist ein Eiweißstoff, der mit Kalksalzen eine unlösliche Verbindung, den Käse, bildet.

Einige Nucleoproteïde und Pseudonucleoproteïde enthalten auch Eisen, z. B. das im Eigelb vorkommende Pseudonucleoproteïd Hämatogen, so genannt, weil aus ihm Hämoglobin entstehen soll.

III. **Proteoide,**

auch **Albuminoide** genannt, sind Derivate der Eiweißstoffe, die noch die charakteristische elementare Zusammensetzung und manche chemischen und physikalischen Eigenschaften derselben haben, aber im physiologischen Verhalten bedeutende Abweichungen zeigen.

In physiologischer Hinsicht unterscheiden sich die Albuminoide

von den anderen Eiweißstoffen dadurch, daß sie entweder ganz unverdaulich und für die Ernährung wertlos sind, oder, wenn verdaulich und resorbierbar, doch nicht die im Stoffwechsel verbrauchte stickstoffhaltige Organsubstanz ersetzen können, was die anderen Eiweißstoffe vermögen.

Auch in ihrer Bedeutung für den Aufbau unseres Körpers besteht zwischen den Proteïnen und Proteïden einerseits und den Albuminoiden anderseits ein wichtiger Unterschied. Erstere bilden die Grundlage der lebendigen Substanz und als solche die Hauptbestandteile der Gewebezellen. Die Albuminoide dagegen kommen nur als Interzellularsubstanzen vor; sie sind zwar Zellprodukte und stehen wahrscheinlich zu den Zellen noch in gewissen Stoffwechselbeziehungen, ihre physiologische Bedeutung liegt aber darin, daß sie Gerüst- und Decksubstanzen sind.

Sie bilden die organische Grundlage der Knochen und Knorpel, der Sehnen, Fascien, überhaupt des Bindegewebes und der Schutzdecken des Körpers: Epidermis, Haare, Nägel. Sie sind die wesentlichsten organischen Bestandteile der Gebilde, die dem Körper Form und Festigkeit verleihen.

Die Albuminoide sind spezifisch tierische Produkte. Sie werden von den Zellen, deren Interzellularsubstanz sie sind, selbst produziert; bei den Epidermiszellen wird sogar das ganze Protoplasma in eine bestimmte Albuminoidsubstanz umgewandelt. Sie entstehen aus dem Zelleiweiß durch chemische Umwandlungen, deren Natur noch unbekannt ist.

Zu den Albuminoiden gehören:

Kollagen, das in größter Menge in unserem Körper vertretene Albuminoid; es bildet die Bindegewebsfibrillen, die organische Grundsubstanz der Knochen und Knorpel.

Es hat größeren Sauerstoffgehalt und kleineren Schwefelgehalt als Eiweiß, entsteht daher wahrscheinlich durch Spaltung und Oxydation aus Eiweiß.

Kollagen, längere Zeit mit Wasser gekocht, löst sich unter Wasseraufnahme auf, gesteht aber beim Abkühlen zu einer festen Gallerte und heißt dann **Glutin** oder **Leim.**

Leim ist ein Hydrat des Kollagens; durch Erhitzen auf 130° wird er wieder in Kollagen verwandelt. Er ist löslich in heißem, nicht aber in kaltem Wasser (also umgekehrt, wie genuines Eiweiß), in dem er nur quillt.

Leim wird durch Pepsin schwieriger, durch Trypsin leicht verdaut. Leim gibt bei der Spaltung kein Tyrosin, kein Tryptophan, und nur wenig Cystin. Wegen des Mangels an derartigen Atomkomplexen kann Leim nicht zum Ersatz des Eiweiß in der Nahrung dienen. Setzt man der Nahrung aber neben Leim etwas Tyrosin,

Tryptophan und Cystin zu, so soll dadurch ein Ersatz des Eiweiß möglich sein.

Chondrin, ein Gemenge verschiedener eiweißähnlicher Substanzen, enthält auch Kollagen, das hier zum Teil gebunden ist an Chondroitinschwefelsäure, d. i. eine Aetherschwefelsäure des Chondroitins; letzteres liefert bei Spaltung mit Mineralsäuren ein stickstoffhaltiges Kohlehydratderivat.

Elastin, in den elastischen Fasern, ist unlöslich, wird leicht durch Pankreassaft, schwer durch Magensaft verdaut.

Keratine, die Hauptbestandteile der verhornten Epidermiszellen, der Haare, der Nägel, der Nervenmarkscheiden (hier Neurokeratin genannt), liefern bei Spaltung viel Cystin, sind unlöslich und unverdaulich.

Anhang: **Fermente** oder **Enzyme.**

Hier sind auch die Fermente oder Enzyme zu erwähnen, deren Zusammensetzung unbekannt ist, die aber einige Eigenschaften mit dem Eiweiß gemeinsam haben.

Sie sind löslich in Wasser und Glycerin, sie werden durch Alkohol gefällt und zum Teil koaguliert, sie sind fällbar durch Aussalzen, nicht diffusibel. Sie sind Produkte der Zelltätigkeit.

Die Fermente haben alle große Neigung, sich festen Körpern anzuhängen und werden deshalb bei Bildung von Niederschlägen mit niedergerissen; diese Eigenschaft wird vielfach bei der Reingewinnung der Fermente benutzt.

Die wichtigste Eigenschaft der Fermente ist, daß sie schon in geringster Menge beliebig große Mengen gewisser Substanzen chemisch verändern, ohne selbst dabei chemische Veränderungen zu erleiden. Man rechnet sie daher zu den Katalysatoren. Ihre Wirkung hängt ab von der Reaktion und der Konzentration der Lösung der Substanz, auf die sie wirken: sie sind um so weniger wirksam, je konzentrierter diese Lösung ist. Die Fermentwirkung nimmt in einer mathematisch noch nicht genau formulierten Weise auch mit der Fermentkonzentration zu.

Diejenigen Fermente, deren physiologische Bedeutung bisher sicher erkannt ist, sind:

1. Die **Verdauungsfermente,** die die aufgenommenen unlöslichen oder löslichen, aber nicht resorbierbaren Nahrungsstoffe hydrolytisch, d. h. unter Wasseraufnahme, in lösliche resorbierbare Produkte spalten (siehe Kapitel IX);
2. die **Gerinnungsfermente,** die gewisse lösliche Eiweißstoffe in eine unlösliche Modifikation verwandeln (Blutgerinnungsferment, Labferment des Magens).

Es kommen außerdem in unserem Körper noch andere Fermente vor, z. B. **Oxydasen,** die oxydierend auf manche organische Stoffe wirken. Inwieweit sie für die physiologische Verbrennung von Bedeutung sind, ist noch zweifelhaft. Ferner kommt vor Katalase, welche zersetzend auf Wasserstoffsuperoxyd wirkt. Auch bei synthetischen Vorgängen sollen Fermentwirkungen beteiligt sein.

§ 3. Endprodukte der physiologischen Verbrennung.

Bei der physiologischen Verbrennung jeder organischen Substanz entsteht **Kohlensäure** und **Wasser.**

Als Produkte unvollständiger Verbrennung werden noch gewisse organische Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff im Harn in geringen Mengen ausgeschieden, nämlich:

1. Die optisch aktive, rechtsdrehende Aethylidenmilchsäure, $CH_3 . CHOH . COOH$, die von ihrem Vorkommen im Muskel **Fleischmilchsäure** heißt, und besonders bei ungenügender Sauerstoffzufuhr (Dyspnoë) im Harn auftritt.

2. **Aceton,** $CH_3 . CO . CH_3$, in geringen Mengen im normalen Harn, reichlicher zusammen mit β-**Oxybuttersäure** und **Acetessigsäure** im Harn bei Diabetes mellitus und beim Hunger.

3. **Oxalsäure,** $COOH . COOH$, an Kalk gebunden.

Während Kohlehydrate und Fette bei der Verbrennung nur Kohlensäure und Wasser geben, liefert das Eiweiß noch Produkte, die den Stickstoff, Schwefel und Phosphor enthalten.

Der Schwefel geht dabei hauptsächlich in **Schwefelsäure**, der Phosphor in **Phosphorsäure** über, die als Salze im Harn ausgeschieden werden.

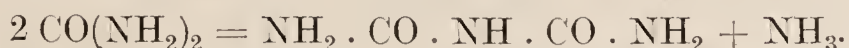
Die **stickstoffhaltigen Endprodukte** des Stoffwechsels sind größtenteils noch brennbar. Das Eiweiß wird bei der physiologischen Verbrennung also nicht ganz oxydiert, sondern hinterläßt einen noch oxydierbaren Rest, der aber im Körper nicht mehr verwendet werden kann. Die stickstoffhaltigen Endprodukte sind:

1. **Ammoniak,** wird als Ammoniumsalz in geringen Mengen ausgeschieden.

2. **Harnstoff,** $CO(NH_2)_2$, Diamid der Kohlensäure oder Karbamid, kristallisiert in farblosen langen rhombischen Prismen, reagiert neutral, schmeckt kühlend salpeterartig, schmilzt bei 132° C., zersetzt sich aber in Lösung schon bei 60—70° C. Er ist löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether.

Zersetzung des Harnstoffs: Mit Barytwasser oder Alkalilauge erhitzt, zerfällt der Harnstoff in Ammoniak und Kohlensäure (welch letztere an den Baryt oder das Alkali gebunden wird); bei der Einwirkung gewisser Mikroorganismen (alkalische Harngärung) geht der Harnstoff unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammonium über.

Harnstoff, in Substanz erhitzt, gibt Ammoniak ab und bildet Biuret:



$$2\,CO(NH_2)_2 = NH_2 . CO . NH . CO . NH_2 + NH_3.$$

Biuret gibt mit Kupfersulfat und Natronlauge rotviolette Färbung.

Natriumhypobromit zersetzt den Harnstoff in Kohlensäure, Wasser und Stickstoff:



$$CO(NH_2)_2 + 3\,NaOBr = 3\,NaBr + CO_2 + 2\,H_2O + N_2.$$

Verbindungen des Harnstoffs: Der Harnstoff geht mit mehreren Säuren und Salzen charakteristische Verbindungen ein; die Säuren addieren sich dabei an einen der Ammoniakreste, wobei der Stickstoff fünfwertig wird. Die wichtigsten Verbindungen sind:

a) Salpetersaurer Harnstoff, $CO(NH_2)_2 . HNO_3$, dient zum Nachweis und zur Darstellung von Harnstoff.

Er kristallisiert in sechsseitigen farblosen glänzenden Plättchen, ist leicht löslich in reinem Wasser, schwer löslich in salpetersäurehaltigem Wasser. Man erhält die Kristalle, wenn man zu konzentrierter Harnstofflösung einen Überschuß von starker Salpetersäure setzt.

b) Merkurinitratharnstoff entsteht als weißer Niederschlag, wenn man zu Harnstofflösung Merkurinitratlösung setzt.

Das Verhältnis, in dem sich Harnstoff und Merkurinitrat binden, ist verschieden je nach der Konzentration der verwendeten Harnstoff- und Merkurinitratlösung.

Synthese des Harnstoffs: Harnstoff ist dargestellt worden:

1. durch Erhitzen von Ammoniumcyanat:



$NH_4 . O . \dot{C}N = CO(NH_2)_2$ (Wöhler 1828);

2. aus Ammoniumkarbonat unter Wasserabspaltung durch Erhitzen mit metallischem Natrium;

3. aus karbaminsaurem Ammonium ($NH_2 . COONH_4$) unter Wasserabspaltung durch Einwirkung elektrischer Wechselströme.

Vorkommen und Entstehen des Harnstoffs im Tierkörper: Der Harnstoff bildet den größten Teil der Trockensubstanz des Harns des Menschen und der Säugetiere, er findet sich in geringer Menge im Blut, in allen Gewebeflüssigkeiten und vielen Organen des Körpers; er ist das wichtigste stickstoffhaltige Endprodukt der Eiweißverbrennung. Andere stickstoffhaltige Endprodukte entstehen nur in geringer Menge. Die Größe der Harnstoffausscheidung hängt daher im allgemeinen von der Größe des Eiweißstoffwechsels ab.

Der Harnstoff wird im Tierkörper größtenteils aus den Verbrennungsprodukten des Eiweiß, nämlich der Kohlensäure und dem Ammoniak, durch Synthese gebildet. Daß diese Bildung möglich ist, wird bewiesen durch folgende Tatsachen:

Gewisse Ammoniumsalze (vor allem kohlensaures Ammonium) erscheinen, wenn sie in den Körper eingeführt werden, nicht als solche im Harne wieder, wohl aber ist danach die Menge des ausgeschiedenen Harnstoffs vermehrt. Dasselbe ist der Fall bei Eingabe einiger substituierter Ammoniake, nämlich der Aminosäuren Leucin, Glykokoll u. a.

Der Beweis, daß das eingeführte Ammoniak wirklich zur Harnstoffbildung verbraucht wird, und nicht etwa bloß eine vermehrte Eiweißzersetzung und dadurch vermehrte Harnstoffausscheidung veranlaßt, wird erbracht durch die Tatsache, daß nach Eingabe gewisser substituierter Ammoniake entsprechend substituierte Harnstoffe entstehen.

So wurde nach Eingabe von Taurin ($NH_2 . C_2H_4 . SO_2OH$) gefunden: Taurocarbaminsäure **NH_2 . CO . NH** . $C_2H_4 . SO_2OH$.

Der Ort der synthetischen Bildung des Harnstoffs aus Ammoniak ist die Leber. Leitet man durch die Leber eines Hundes gleich nach dem Tode künstlich Blut hindurch (in die Pfortader hinein, aus den Lebervenen heraus) und setzt dem Blute kohlensaures Ammonium zu, so nimmt bei der Durchleitung der Ammoniakgehalt des Blutes ab, der Harnstoffgehalt zu. Nach künstlicher Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf durch direkte Verbindung der Pfortader mit der unteren Hohlvene und auch bei manchen Lebererkrankungen ist die Harnstoffausscheidung vermindert, dagegen die Ausscheidung von Ammoniak, sowie von Aminosäuren (Leucin u. a.) durch den Harn gesteigert.

Die Art der Bildung der substituierten Harnstoffe weist auf eine Beteiligung der Karbaminsäure bei der Harnstoffbildung hin. Vielleicht entstehen beim Eiweißstoffwechsel Karbaminsäure und Ammoniak, die in der Leber zu Harnstoff umgebildet werden.

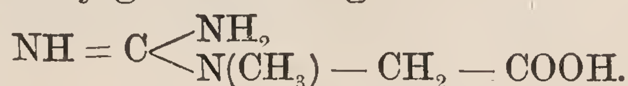
Die Bildung des Harnstoffes aus Ammoniaksalzen hat den Zweck, das beim Eiweißstoffwechsel entstehende und für den Körper schädliche Ammoniak in eine unschädliche Verbindung überzuführen, denn nach Leberausschaltung treten im Organismus Vergiftungssymptome auf, wie sie für Ammoniakvergiftung charakteristisch sind.

Fraglich ist, ob aller im Körper gebildete Harnstoff aus Ammoniak und Ammoniakderivaten entsteht. Wahrscheinlich wird der Harnstoff wenigstens zum Teil auch direkt aus Eiweiß gebildet und zwar aus der Argininkomponente durch Abspaltung und Oxydation von Guanidin.

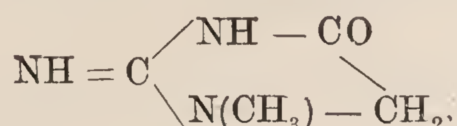
3. Guanidinderivate.

Guanidin, Imidoharnstoff, $NH = C(NH_2)_2$, kommt als solches nicht im Organismus vor, wohl aber in seinen Derivaten, dem Kreatin und Kreatinin. Der Guanidinkern ist im Eiweiß schon vorgebildet und zwar im Arginin.

Kreatin ist Methylguanidinessigsäure:



Kreatinin ist das Anhydrid des Kreatins:



Kreatin läßt sich durch Kochen mit verdünnten Säuren in Kreatinin verwandeln, Kreatinin durch Kochen mit Alkalien wieder in Kreatin.

Synthetisch läßt sich Kreatin darstellen aus Cyanamid und Methylglykokoll (Sarkosin).

Kreatin und Kreatinin sind löslich in Wasser. Beide liefern bei Einwirkung von Alkalien unter anderen Zersetzungsprodukten auch Harnstoff.

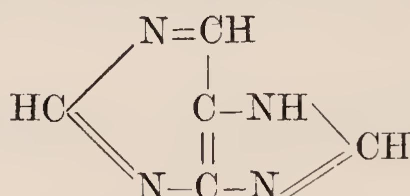
Kreatinin in alkalischer Lösung gibt mit einigen Tropfen Nitroprussidnatrium eine bald abblassende Rotfärbung (Weylsche Kreatininprobe), die durch nachträglichen Zusatz von Essigsäure nicht wieder, wie beim Aceton, hervorgerufen wird. Mit Chlorzink verbindet sich Kreatinin zu einem schwer löslichen, leicht kristallisierenden Doppelsalz, dem Chlorzinkkreatinin.

Kreatin findet sich im Blut und in vielen Organen, hauptsächlich in den Muskeln. Kreatinin ist Bestandteil des Harns.

Das Kreatinin des Harns scheint aus dem Kreatin der Muskeln hervorzugehen. Der Kreatingehalt der Muskeln und der Kreatiningehalt des Harns sollen bei starker Muskelarbeit zunehmen.

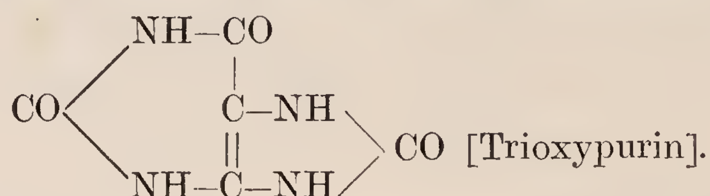
4. **Purinkörper.**

Hierher gehören die Harnsäure und die Purinbasen. Die Purinkörper leiten sich alle ab von dem Purin:



das zwar nicht im Organismus vorkommt, das aber synthetisch dargestellt worden ist. Die Purinkörper sind Oxydations- und Substitutionsprodukte des Purins.

a) **Harnsäure,** $C_5H_4N_4O_3$, hat die Strukturformel:



Harnsäure kristallisiert rein dargestellt in farblosen, rhombischen Prismen, direkt aus dem Harn aber in durchwachsenen oder rosettenförmigen, gefärbten Hantel- und Wetzsteinformen.

Harnsäure verhält sich wie eine zweibasische Säure und bildet neutrale und saure Salze. Die Harnsäure selbst sowohl, wie die meisten ihrer Salze sind in Wasser schwer löslich. Die sauren Salze fallen schon beim Abkühlen des Harns aus und bilden, indem sie Harnfarbstoffe mit niederreißen, rotbraune Niederschläge (Sedimentum lateritium).

Die Schwerlöslichkeit der Harnsäure ist die Ursache davon, daß

sie leicht in den Nieren und Harnwegen, sowie in den Geweben des Körpers abgelagert wird (Harngrieß, Gicht).

Wird Harnsäure mit Salpetersäure zur Trockne verdampft, so färbt sich der Rückstand nach Zusatz von wenig Ammoniak rotviolett, nach Zusatz von wenig Natronlauge blauviolett (Murexidprobe zum Nachweis der Harnsäure).

Durch Oxydation ist Harnsäure in Harnstoff, Kohlensäure und Oxalsäure überzuführen. Als Zwischenprodukt entsteht dabei unter anderem Allantoin, eine Substanz, die auch in der Allantoisflüssigkeit und im Harn der Säuglinge vorkommt.

Synthetisch ist Harnsäure dargestellt worden durch Zusammenschmelzen von Harnstoff mit Glykokoll oder mit Trichlormilchsäureamid.

Vorkommen und Entstehen der Harnsäure im Tierkörper: Harnsäure kommt in geringen Mengen im Harn, im Blute und in den Organen des Menschen und der Säugetiere vor, findet sich aber als Hauptbestandteil im Harn der Vögel und Reptilien. Sie entsteht wie Harnstoff aus dem zersetzten Eiweiß.

Bei Vögeln wird Harnsäure synthetisch aus Milchsäure und Ammoniak in der Leber gebildet. Wird bei Vögeln die Leber exstirpiert, so werden nämlich statt der Harnsäure Milchsäure und Ammoniak durch den Harn ausgeschieden. Vögel scheiden ferner eingegebenen Harnstoff und Aminosäuren in Form von Harnsäure aus ihrem Körper aus. Bei Säugetieren entsteht die Harnsäure durch Fermentwirkungen aus den Purinbasen (siehe unten).

Es wird angenommen, daß die Harnsäure in erheblichen Mengen aus den Kernnucleïnen zerfallener Leukocyten entstehe, weil Vermehrung und größerer Zerfall der Leukocyten im Blute (Leukämie) von beträchtlich vermehrter Harnsäureausscheidung begleitet ist und weil beim Digerieren von Milzpulpa bei Gegenwart von Sauerstoff Harnsäure gebildet wird.

Die Harnsäureausscheidung steigt mit der Zufuhr nucleïnreicher Nahrung. Harnsäure, in den Säugetierkörper als solche eingeführt, wird dagegen größtenteils als Harnstoff ausgeschieden.

b) **Purinbasen,** auch Nucleïn- oder Xanthinbasen genannt:
- a) Adenin: $C_5H_5N_5$, Aminopurin;
- b) Guanin: $C_5H_5N_5O$, Aminooxypurin;
- c) Hypoxanthin: $C_5H_4N_4O$, Oxypurin;
- d) Xanthin: $C_5H_4N_4O_2$, Dioxypurin.

Diese Substanzen entstehen bei der Spaltung der Nucleïne (siehe S. 26) und sind Vorstufen der Harnsäure, denn durch fermentative Desamidierung und Oxydation wird das Adenin in Hypoxanthin, das Guanin in Xanthin, und durch weitere fermentative

Oxydation wird das Hypoxanthin in Xanthin und dieses in Harnsäure übergeführt.

In geringer Menge kommen sie im Harn, im Blute und in den Organen, besonders Leber, Milz, Thymus und Pankreas, vor. Ihre Ausscheidung ist gesteigert bei Leukämie.

Substitutionsprodukte des Purins, in denen ein Teil des Wasserstoffs durch Methylgruppen ersetzt ist, sind das Coffeïn oder Theïn (Dioxytrimethylpurin) und das Theobromin (Dioxydimethylpurin).

Hippursäure, Benzoylglykokoll, $C_6H_5 . CO . NH . CH_2 . COOH$, kommt im Harne bei Pflanzenfressern in geringen Mengen, und nach Aufnahme von Benzoësäure auch bei Fleischfressern vor. Sie entsteht durch Synthese aus Benzoësäure ($C_6H_5 . COOH$) und Glykokoll ($NH_2 . CH_2 . COOH$) in der Niere.

Kapitel II. Blutbewegung.

§ 1. Einleitung.

Das Blut ist eine Flüssigkeit, die die Aufgabe hat, den Stoffverkehr zwischen den Organen zu vermitteln, den Organen Nahrungsstoffe und Sauerstoff zuzuführen und die Stoffwechselprodukte aus ihnen zu entfernen.

Damit das Blut den Stoffverkehr zwischen den Organen des Körpers vermitteln kann, muß es in dem Gefäßsystem von Organ zu Organ bewegt werden.

Das Blut strömt aus der linken Herzkammer durch Aorta und Körperarterien zu den Kapillaren, von da durch die Venen und den rechten Vorhof zur rechten Herzkammer, und dann durch Lungenarterien, -kapillaren und -venen zum linken Vorhof und zur linken Herzkammer zurück. (Harvey, 1628.)

Die Vena portae, die aus den Kapillaren der Baucheingeweide hervorgeht, verzweigt sich in der Leber nochmals in Kapillaren, die dann in die Lebervenen übergehen.

Ursache der Blutbewegung ist die Verschiedenheit des Blutdrucks in verschiedenen Gefäßbezirken. Das Blut wird von den Orten höheren Drucks zu den Orten niedrigeren Drucks getrieben.

Die Druckunterschiede werden geschaffen durch die rhythmisch sich kontrahierenden Herzkammern, die einerseits bei ihrer Kontraktion (Systole) ihren Inhalt in die Aorta und Lungenarterie entleeren und dort den Druck vergrößern, anderseits bei ihrer Erschlaffung (Diastole) Blut aus den Vorhöfen und Venen in sich aufnehmen.

Die Klappenventile des Herzens verhindern den Rücktritt des Blutes aus den Herzkammern in die Vorhöfe und aus den Arterien in die Kammern und bedingen so die einsinnige Stromrichtung des Blutes.

§ 2. Das Herz.

1. Bau des Herzens.

Das Herz ist ein Muskel mit einer Höhlung, die durch eine Scheidewand in eine linke und eine rechte Höhle geteilt wird. Jede Höhle besteht aus dem dünnwandigen Vorhof (Atrium mit Auricula) und der dickwandigen Kammer (Ventrikel). Die Wand des linken Ventrikels ist entsprechend seinen größeren Leistungen dicker, als die des rechten.

Die Kammerwand besteht aus einer mittleren Schicht mit zirkulär gerichteten Muskelfibrillen, die hauptsächlich als Triebwerk für die Blutbewegung dient, und einer äußeren und inneren Schicht mit mehr weniger schräg longitudinal gerichteten Fibrillen. Die Fibrillen der äußeren Schicht gehen im Herzwirbel an der Herzspitze in Achtertouren in die Fibrillen der inneren Schicht über; sie dienen dazu, der Herzspitze einen Halt bei der Kontraktion zu geben.

Die Vorhofwand besteht aus einer beiden Vorhöfen gemeinsamen äußeren Schicht mit zirkulär, und einer inneren mit longitudinal gerichteten Fibrillen. Die Vorhofmuskulatur erstreckt sich bis in die Wand der einmündenden Venen.

Vorhof- und Kammermuskulatur sind größtenteils durch den Annulus fibrosus voneinander getrennt, nur in der Scheidewand liegt eine muskuläre Verbindungsbrücke, das His'sche Bündel, das von der Vorhofmuskulatur zu den Purkinjeschen Fasern und weiter zur Ventrikelmuskulatur führt.

An der Grenze der Vorhöfe und Kammern sind innen befestigt die Atrioventrikularklappen, d. s. rechts drei (tricuspidalis), links zwei (bicuspidalis) in die Ventrikel hineinragende Membranen, an deren freien Rändern die Chordae tendineae befestigt sind, die durch die Musculi papillares mit der Ventrikelwand zusammenhängen.

An der Grenze zwischen Kammer und Aorta resp. Lungenarterie befinden sich je drei taschenförmige Semilunarklappen; die Oeffnung der Taschen sieht nach den Arterien hin.

2. Verlauf und Ursache der normalen Herzkontraktion.

Der Herzmuskel ist nicht aus getrennten, einzeln für sich erregbaren Muskelfasern zusammengesetzt, sondern stellt eine zusammenhängende Masse kontraktiler Substanz, ein großes Zellsyncytium, dar.

Der Herzmuskel ist quergestreift, unterscheidet sich aber von den quergestreiften Skelettmuskeln in physiologischer Hinsicht durch folgendes:

a) Der Herzmuskel zuckt langsamer als der Skelettmuskel; die Muskulatur der Kammern zuckt noch etwas langsamer als die der Vorhöfe.

b) Ein Reiz ruft, sofern er überhaupt wirksam ist, immer eine maximale Zuckung des Herzmuskels hervor, während der Skelettmuskel bei schwacher Reizung untermaximale Zuckungen gibt.

c) Der normale Herzmuskel ist **nicht tetanisierbar.** Reizt man ihn mit frequenten Reizen, so vollführt er rhythmische Kontraktionen.

Ein Herztetanus ist deshalb unmöglich, weil der Herzmuskel bei seiner Zuckung im Stadium der Verkürzung und im Anfang der Wiederverlängerung unerregbar (**refraktär**) ist; ein Reiz, der ihn in dieser Zeit trifft, ist wirkungslos. Im Stadium der Erschlaffung wird er wieder erregbar; trifft ihn in diesem Stadium ein Reiz, so entsteht eine neue Kontraktion.

Auch Dauerreize, z. B. der konstante elektrische Strom, rufen beim Herzmuskel rhythmische Kontraktionen hervor.

Die normalen Kontraktionen des Herzmuskels sind einzelne Zuckungen, die aufeinander in bestimmtem Rhythmus folgen. S y s t o l e nennt man den Vorgang der Zusammenziehung, D i a s t o l e den darauf folgenden Vorgang und Zustand der Erschlaffung des Herzmuskels.

Die Kontraktion des Herzens beginnt an den Einmündungsstellen der Venen in die Vorhöfe und geht von da zunächst auf die Vorhofwand, dann auf die Ventrikelwand über. Die Zeit vom Beginn einer Herzkontraktion bis zur nächstfolgenden oder die Dauer einer Herzperiode beträgt im Mittel 0,86 Sek.; davon entfallen:

0,16 Sek. auf die Vorhofsystole, während der die Kammern noch in Diastole sind;

0,3 Sek. auf die Kammersystole, während der die Vorhöfe wieder in Diastole sind;

0,4 Sek. auf die Zeit, in der sowohl die Kammern als auch noch die Vorhöfe in Diastole sind.

Die Kontraktion der Ventrikel- resp. Vorhofwand erfolgt nicht an allen Punkten gleichzeitig, sondern breitet sich im Herzmuskel aus, wie die Kontraktionswelle in der Faser des Skelettmuskels. Denn die elektrischen Phänomene der Erregung des Herzmuskels treten nicht an allen Punkten gleichzeitig auf, so daß es gelingt, Aktionsströme des Herzens, gerade so wie beim quergestreiften Skelettmuskel nachzuweisen (siehe Kapitel XV).

Aus den Aktionsströmen ist auch zu entnehmen, daß die normale Herzkontraktion eine Z u c k u n g und nicht ein kurzer Tetanus ist.

Die **Erregung** des Herzmuskels erfolgt **automatisch,** d. h. der physiologische Reiz, der das Herz zu rhythmischer Tätigkeit anregt, entsteht in ihm selbst, denn das Herz schlägt sogar noch einige Zeit weiter, wenn es aus dem Körper ausgeschnitten wird.

Der normale Herzreiz ist wahrscheinlich ein chemischer, der bei den Stoffwechselvorgängen in der Herzwand selbst entsteht. Das ausgeschnittene Warmblüterherz kann noch längere Zeit am Schlagen bleiben und man kann es, falls es schon stillsteht, auch wieder zur Tätigkeit anregen, wenn man es durch die Kranzgefäße durchspült mit Ringer-Lockescher Lösung, d. i. eine wässerige Lösung von etwa 0,9% NaCl, 0,03% $CaCl_2$, 0,03% KCl, die mit Sauerstoff gesättigt ist und die etwas Natriumbikarbonat und Traubenzucker enthält.

Mit steigender Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Kranzgefäßen nimmt die Stärke, in geringem Maße auch die Frequenz der Herzkontraktionen zu. Die Blutströmung in der Herzwand wird aber auch durch die Systole selbst gefördert, indem im Anfang der Systole durch Gefäßerweiterung das Einströmen, nachher durch Gefäßkompression das Ausströmen des Blutes begünstigt wird.

Wahrscheinlich wirkt der normale Reiz dauernd auf den Ausgangspunkt der Kontraktion, das sind die Veneneinmündungsstellen, ein, und von da werden die Erregungen rhythmisch zum Vorhof und Ventrikel fortgeleitet.

Daß die Erregung der Veneneinmündungsstellen in anderer Art erfolgt, als die des Vorhofs und der Kammer, ergibt sich aus folgenden Tatsachen:

Die Zahl der Herzkontraktionen wird vergrößert durch Erwärmen der Veneneinmündungsstellen, nicht aber durch Erwärmen des Vorhofs und Ventrikels.

Reizt man gleich nach Ablauf des Refraktärstadiums den Ventrikel oder den Vorhof mit einem künstlichen Reiz, so entsteht eine „Extrasystole". Die hierauf folgende Pause bis zur nächsten selbständigen Kontraktion ist länger, als die Pause zwischen zwei gewöhnlichen Systolen. Die verlängerte Pause heißt kompensatorische Pause. Sie tritt nicht auf bei Extrareizung der Veneneinmündungsstellen.

Wahrscheinlich ist die automatische Erregung des Herzens **myogen**, d. h. die Muskulatur der Veneneinmündungsstellen wird direkt durch den normalen Reiz erregt und nicht indirekt durch Vermittlung der Ganglienzellen und Nervenfasern, die in der Herzwand liegen.

Beim Säugetierherzen liegen Ganglienzellenhaufen in der Atrioventrikulargrenze, in der Vorhofscheidewand und nahe der Einmündung der oberen Hohlvenen in den Vorhof; diese Ganglienzellen gehören zum Teil dem autonomen Nervensystem (Kapitel XX) an.

Automatische Erregung ist beobachtet worden bei manchen Herzmuskelstücken, die frei von Ganglienzellen sind. Auch das embryonale Herz schlägt schon zu einer Zeit, wo es noch keine Ganglienzellen enthält. Die Möglichkeit ist freilich nicht ausgeschlossen, daß die Automatie dem im Herzen enthaltenen Nervenfibrillennetz zukommt.

Auch die Leitung der Erregung erfolgt wahrscheinlich in dem Muskel, nicht in den Nerven des Herzens.

Dies gilt nicht nur für die Erregungsleitung innerhalb der einzelnen Herzabteilungen, sondern auch für die Leitung vom Vorhof zur Kammer, die in der muskulären Verbindungsbrücke erfolgen soll.

Durchschneidung der größeren Nervenbündel zwischen Vorhof und Kammer hebt die Erregungsleitung nicht auf, Durchschneidung der Muskelbrücke in der Scheidewand hebt sie auf.

Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in der Muskulatur der Vorhöfe und der Kammern beträgt 5—10 cm in 1 Sek. beim Froschherz, 2—4 m beim Säugetierherz. Die Erregungsübertragung vom Vorhof auf den Ventrikel erfordert beim Frosch 0,25—2 Sek., beim Säugetier rund 0,13 Sek. Die Erregungsleitung ist gehemmt im Refraktärstadium und bei Vagusreizung.

Ueber den Einfluß des Zentralnervensystems auf das Herz siehe S. 45.

3. Der Druck und die Blutbewegung im Herzen.

Zur Bestimmung des Herzdrucks bei Tieren schiebt man lange Kanülen entweder von einer großen Halsvene aus bis in den rechten Vorhof, resp. Ventrikel, oder von einer Karotis aus bis in die linke Kammer vor, und verbindet die Kanüle außen mit einer druckmessenden Vorrichtung (Quecksilber- oder elastisches Manometer). Als Maß des Drucks wird dessen Ueberdruck über den Atmosphärendruck in Millimetern Quecksilbersäule angegeben.

a) In der Kammer:

In den Kammern steigt der Druck bei der Systole schnell an, und zwar links auf etwa 200, rechts auf etwa 60 mm Quecksilbersäule. Ungefähr auf dieser Höhe bleibt er bis zum Beginn der Diastole. Dann sinkt er schnell und wird sogar einige Millimeter negativ; hierauf steigt er ein wenig, schon ehe die folgende Systole beginnt, entsprechend der Anfüllung des erschlafften Ventrikels mit Blut.

Durch die Kammersystole werden die Hohlräume der Kammern verkleinert, das darin befindliche Blut wird ausgepreßt in die Aorta und in die Pulmonalarterie.

Ganz entleeren sich die Kammern bei der Systole nicht, da auch bei stärkster Kontraktion in den Herzhöhlen sich noch etwas Blut befindet; bei langsamer Schlagfolge entleeren sie sich mehr, als bei schneller.

Die Atrioventrikularklappen, welche während der Ventrikelruhe im Blute flottieren, werden durch die Kammersystole geschlossen, so daß das Blut nicht in die Vorhöfe zurückfließen kann. Infolge der Drucksteigerung staut sich nämlich das Blut an den Klappen und drückt sie mit ihren Flächen gegeneinander, so daß ein vollständiger Verschluß entsteht.

Die Klappen stülpen sich nicht in den Vorhof um, weil sie durch die Papillarmuskeln, die sich mit der Ventrikelwand gleichzeitig kontrahieren, festgehalten werden.

Der Klappenschluß scheint so schnell auf den Beginn der Systole zu folgen, daß gar kein Blut in den Vorhof zurückfließen kann.

Während der Kammerdiastole fließt das Blut nicht aus den Arterien zurück, weil es die Taschen der Semilunarklappen füllt und dadurch diese mit ihren Flächen aneinanderdrückt und schließt.

Der Druck in der Kammer wird bei der Diastole geringer als im Vorhof, so daß dann das Blut aus dem Vorhof in die Kammer strömt, nachdem es die Atrioventrikularklappen geöffnet hat.

Wesentlich unterstützt werden die Klappenschlüsse durch die Zusammenziehung der Kammerbasis und die dadurch bedingte Verengerung der Herzöffnungen.

Anspannungs- oder erste Verschlußzeit heißt die Zeit vom Beginn der Kammersystole (resp. Schluß der Atrioventrikularklappen)

bis zur Eröffnung der Semilunarklappen; sie beträgt 0,05—0,1 Sek. Man kann sie bei Tieren bestimmen dadurch, daß man den Druck in der linken Kammer und der Aorta gleichzeitig registriert; die Semilunarklappen öffnen sich in dem Moment, wo der Kammerdruck größer als der Aortendruck wird. Beim Menschen hat man die Verschlußzeit aus dem Vergleich der Spitzenstoß- und Pulskurve ermittelt.

Austreibungszeit ist die Zeit von der Eröffnung bis zum darauffolgenden Schluß der Semilunarklappen, während der der Kammerdruck größer als der Aortendruck ist und das Blut aus den Ventrikeln getrieben wird; sie beträgt etwa 0,2 Sek.

Entspannungs- oder zweite Verschlußzeit ist die Zeit vom Schluß der Semilunarklappen bis zur Oeffnung der Atrioventrikularklappen, sie beträgt etwa 0,1 Sek.

Anfüllungszeit ist die Zeit von der Oeffnung bis zum darauffolgenden Schluß der Atrioventrikularklappen, sie beträgt etwa 0,4 Sek.

b) In den Vorhöfen:

In den Vorhöfen sind die Druckschwankungen bedeutend kleiner als in der Kammer; bei der Vorhofsystole steigt der Druck auf höchstens 20 mm Quecksilbersäule.

Die Kontraktion der Vorhöfe dient hauptsächlich dazu, die Strömung des Blutes in den großen Venen gleichmäßig zu gestalten. Während der Kammersystole, wo kein Blut aus dem Vorhof in die Kammer treten kann, ergießt sich das Blut aus den Venen in den sich erweiternden Vorhof ohne Stauung weiter. Wenn das Blut dann während der Kammerdiastole in den Ventrikel strömt, verengert sich der Vorhof entsprechend der Verminderung seines Inhaltes.

Die **Arbeitsleistung** des Herzens bei einer Systole ist gleich dem Produkt der bewegten Last und der Druckhöhe, auf die die Last gedrückt wird. Die bewegte Last ist das Gewicht des Blutvolums, das bei einer Systole aus den Ventrikeln ausgetrieben wird, oder des Schlagvolums; es beträgt für jeden Ventrikel etwa 66 cm^3, sein Gewicht ist rund 0,07 kg. Die Druckhöhe ist gleich dem Blutdruck in der Aorta, resp. Pulmonalarterie. In der Aorta ist der Druck etwa 150 mm Quecksilbersäule, d. s. rund 2 m Blutsäule, in der Pulmonalarterie etwa ein Drittel des Aortendrucks. In einer Systole leistet der linke Ventrikel daher eine Arbeit von 0,07 . 2, d. s. 0,14 Meterkilogramm, der rechte 0,047. Im ganzen leistet das Herz in 24 Stunden rund 18000 Meterkilogramm Arbeit.

Nicht eingerechnet ist hier die Arbeit, die das Herz dadurch leistet, daß es dem ausgetriebenen Blute eine gewisse Bewegungsgeschwindigkeit (rund 0,3 m Wegstrecke in 1 Sek.), also lebendige Kraft erteilt. Diese Arbeit ist jedoch sehr klein gegenüber der Arbeit, die zur Ueberwindung des Blutdrucks geleistet werden muß; sie beträgt noch nicht 1% der letzteren.

Am lebenden Menschen lassen sich folgende Erscheinungen zu Untersuchungen über die Herztätigkeit verwerten:

1. **Die Herztöne**
sind durch die Herzkontraktion bedingte Töne, die an der Brustwand über dem Herzen zu hören sind.

Der erste Herzton entsteht bei der Ventrikelsystole, er ist dumpf, hält so lange an wie die Systole und ist über dem Ventrikel am stärksten zu hören. Er beruht wahrscheinlich auf dem Muskelton (siehe Kapitel XV), sowie auf Schwingungen der Atrioventrikularklappen, die durch die plötzliche systolische Anspannung hervorgebracht werden; der Muskelton ist auch am blutleeren Herzen zu hören.

Der zweite Herzton ist kurz, hell, am lautesten über der Aorta, schwächer über dem Ventrikel zu hören; er beruht auf Schwingungen der Semilunarklappen, die durch die plötzliche Anspannung der Klappen beim Schluß hervorgebracht werden.

Die Herztöne können graphisch registriert werden durch Uebertragung ihrer Schwingungen mittels Mikrophons auf ein registrierendes Saitengalvanometer.

2. **Der Herzstoß**
oder Spitzenstoß ist ein synchron der Herzkontraktion erfolgender Vorstoß einer Stelle im 4. oder 5. Interkostalraum links, etwa 5 cm vom Brustbeinrand entfernt; er kommt hauptsächlich dadurch zu stande, daß der stark gespannte Herzmuskel an dieser Stelle die Weichteile des Interkostalraumes etwas vordrängt, während bei erschlafftem nachgiebigen Herzen diese Weichteile durch den äußeren Luftdruck etwas eingedrückt werden.

Andere Momente, die beim Entstehen des Herzstoßes im Spiele sein sollen, sind: Die Aufrichtung der Herzspitze nach oben bei der Systole, der Rückstoß des Herzens nach vorn unten bei der systolischen Austreibung des Blutes nach hinten oben, die Streckung der Arterienstämme, an denen das Herz hängt.

Setzt man auf die Stelle des Herzstoßes eine Pelotte auf, die durch den Herzstoß bewegt wird und deren Bewegung übertragen wird auf einen Zeichenhebel, so zeichnet der Hebel eine Kurve, Kardiogramm genannt. Das Kardiogramm hat Aehnlichkeit mit der Druckkurve des Herzens, weil es im wesentlichen bedingt ist durch die Anspannung des Herzmuskels; beide Kurven sind aber nicht identisch, weil die Form des Kardiogramms nicht nur durch die Druckänderung, sondern auch durch die Volumänderung des Herzens bedingt ist.

3. **Die Aktionsströme** der Herzerregung (siehe S. 36).

Man kann beim Menschen wegen der unsymmetrischen Lage des Herzens die Aktionsströme durch Ableitung von beiden Händen auf ein Saitengalvanometer übertragen und die Ausschläge der Saite photographisch registrieren. Man erhält dann das Elektrokardiogramm (Fig. 1). Die Erhebung P entspricht der Vorhofkontraktion, die Ausschläge Q—T der Ueberleitung der Erregung auf die Ventrikelteile. Der Gipfel T weist darauf hin, daß die Ventrikelbasis zuletzt noch in Erregung ist, wenn die Herzspitze schon zur Ruhe kommt.

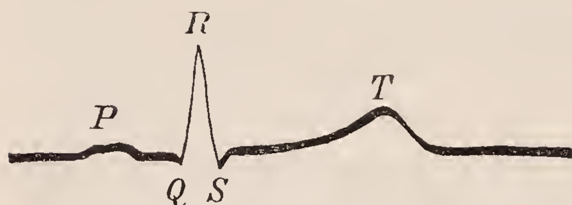


Fig. 1. Elektrokardiogramm nach Einthoven.

4. **Der Puls** (siehe S. 41) und der Blutdruck in den Gefäßen.

Auch im Röntgenbilde läßt sich die Herzbewegung beobachten.

§ 3. Blutbewegung in den Gefäßen.

1. Blutdruck in den Gefäßen.

Der Blutdruck ist der in den Gefäßen herrschende Flüssigkeitsdruck, der die Spannung der Gefäßwand bewirkt.

Der Blutdruck wird an größeren Gefäßen von Tieren gemessen durch Einbinden von Kanülen in die Gefäße, die man dann mit einem registrierenden Manometer verbindet. Beim Menschen kann auch ohne operativen Eingriff der Blutdruck in manchen Gefäßen bestimmt werden; er ist gleich dem Druck, der nötig ist, um das betreffende Gefäß eben zusammenzudrücken. Bei Arterien wird die Kompression daran erkannt, daß der Puls peripher von der gedrückten Stelle verschwindet. In Kapillaren bestimmt man den Druck, indem man ein Glasplättchen auf eine durch Kapillaren gerötete Hautstelle drückt, bis die Hautstelle unter dem Glase gerade blaß wird.

Der Blutdruck ist in verschiedenen Gefäßbezirken verschieden groß. Die Druckdifferenzen werden durch die Herztätigkeit geschaffen; sie sind die Ursache der Blutbewegung. Das Blut wird getrieben von dem Orte höheren Drucks zu dem Orte niedrigeren Drucks.

Der Blutdruck nimmt auf dem Wege von der Aorta, resp. Pulmonalarterie durch die Arterien, Kapillaren, Venen bis zum Herzen stetig ab. Das Blut muß daher in dieser Richtung fließen. Durch die Blutbewegung wird indes in der Norm die Druckdifferenz niemals ganz beseitigt, weil vor vollendetem Ausgleich die Druckdifferenz durch die nächste Kammersystole wieder vergrößert wird.

In der Aorta schwankt der Blutdruck um einen Mittelwert von etwa 150 mm Quecksilbersäule, in den größeren Arterien um 110 bis 120 mm, in den Kapillaren beträgt er 30—50 mm, in den Venen nur wenige Millimeter, ja in den großen Venen kann er sogar einige Millimeter negativ werden, d. h. kleiner als der Atmosphärendruck, so daß beim Anschneiden dieser Gefäße kein Blut aus den Gefäßen ausfließt, sondern Luft in die Gefäße eindringt. Der negative Druck in den Venen ist bedingt durch den negativen Druck im Thoraxraum, der durch die Lungenspannung bewirkt ist (siehe Kapitel VI).

In den Venen wird die Blutbewegung gefördert durch Kompression von außen her, z. B. bei der Kontraktion benachbarter Muskeln; dabei wird eine rückläufige Bewegung des Blutes verhindert durch die **Venenklappen,** die den Semilunarklappen ähnlich gebaut sind und den Durchtritt des Blutes nur in der Richtung zum Herzen hin gestatten.

In der Lungenarterie beträgt der Blutdruck etwa 50 mm.

Der Blutdruck in den Arterien zeigt periodische Schwankungen, die durch die Herztätigkeit bewirkt sind, und die man **Puls** nennt. Jedesmal, wenn durch die Kammersystole Blut in die Aorta und Pulmonalarterie gepreßt wird, entsteht dort eine schnelle Zunahme des Drucks. Diese periodische Druckschwankung pflanzt sich als **Welle** durch das ganze arterielle System fort.

Die pulsatorischen Druckschwankungen sind am größten in der Aorta, wo sie die Hälfte des mittleren Drucks betragen können; sie

werden kleiner in den peripheren Arterien. In den Kapillaren ist der Puls normalerweise nicht mehr zu erkennen.

Die Geschwindigkeit der Fortleitung der Pulswelle (nicht zu verwechseln mit der Blutbewegungsgeschwindigkeit) kann berechnet werden, wenn man bestimmt, um wie viel später der Puls in einer peripheren Arterie (z. B. der Radialis), als in einer nahe am Herzen gelegenen Arterienstelle (z. B. der Karotis) auftritt. Sie beträgt etwa 6—10 m in 1 Sek.; sie ist um so größer, je größer die Wanddicke und je kleiner die Dehnbarkeit der Wand und der Durchmesser der Arterien ist; sie hängt auch von dem spezifischen Gewichte und der Viskosität des Blutes ab.

Setzt man auf eine Arterie eine Pelotte auf, die durch die pulsierende Arterie bewegt wird und deren Bewegungen auf einen Schreibapparat übertragen werden, so zeichnet dieser eine Kurve, Pulskurve oder **Sphygmogramm,** die Auskunft über den Verlauf des Pulses gibt. Apparate zur Aufzeichnung des Pulses heißen Sphygmographen.

Die Pulskurve, die für verschiedene Arterien verschiedenen Verlauf hat (Fig. 2 u. 3), steigt im allgemeinen erst steil an und sinkt

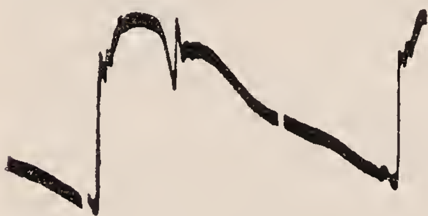


Fig. 2. Aortenpulskurve nach Frank.



Fig. 3. Radialispulskurve nach Frank-Petter.

dann langsamer zurück. Im absteigenden Schenkel kommt regelmäßig eine kleine Erhebung vor, die **Dikrotismus** heißt. Oft zeigen sich im absteigenden Schenkel noch einige kleinere Erhebungen. Das Rückströmen des Blutes gegen die Aortenklappen, hier erzeugte Nachschwingungen, sowie Reflexionen der Pulswelle an verschiedenen Stellen des arteriellen Systems sind Ursachen dieser Erscheinungen.

In den großen Venen nahe dem Herzen kommen Pulse vor, die durch die Vorhofsystole und die Stauung des Blutes an den geschlossenen Atrioventrikularklappen bedingt sind.

Der Blutdruck zeigt ferner periodische Schwankungen, die synchron den Atembewegungen sind; er sinkt im Anfang der Inspiration, steigt im Anfang der Exspiration. Dies ist teils durch eine Veränderung der Erregung der Gefäßnervenzentren (Traube-Hering'sche Schwankungen), teils aber rein mechanisch dadurch bedingt, daß bei der Inspiration der Druck im Thoraxinneren sinkt, mithin auch der Druck auf die Gefäßwände und auf das Herz nachläßt; bei der Exspiration steigt der Druck im Thorax, mithin auch der auf die Gefäßwände und auf das Herz.

Im übrigen hängen die Größe des Blutdrucks und seine pulsatorischen Schwankungen ab von dem Füllungsgrad des Gefäßsystems, vom Tonus und der Elastizität der Gefäßmuskulatur, von der Zahl und Stärke der Herzkontraktionen, sowie auch von der Lage des Körpers.

2. Geschwindigkeit der Blutbewegung.

Das Blut strömt in den Arterien, entsprechend dem stoßweisen Eintreten des Blutes in die Aorta und Lungenarterie, mit periodisch wechselnder Geschwindigkeit, in den Kapillaren und Venen dagegen gleichmäßig. Der Uebergang der stoßweisen Bewegung des Blutes der Arterien in die gleichmäßige Bewegung in den Kapillaren ist bedingt durch die Dehnbarkeit und Elastizität der Arterienwände und durch den großen Widerstand in den Kapillaren. In Gefäßen mit starrer Wand müßte jede Systole die ganze Blutsäule vor dem aus dem Herzen ausgepreßten Blute herschieben. In Gefäßen mit dehnbarer elastischer Wand wird die Triebkraft der Systole nicht sofort und unmittelbar in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern erst in Dehnung und verstärkte Spannung der Wand. Die so aufgespeicherte Triebkraft setzt sich dann allmählich in Strömungsarbeit um. Dadurch wird der Strom zu einem kontinuierlichen.

Die Umsetzung der stoßweisen Bewegung in eine kontinuierliche durch die elastische gedehnte Gefäßwand geschieht also gerade so, wie durch die komprimierte Luft im Windkessel der Feuerspritze das periodisch in die Spritze eintretende Wasser in kontinuierlichem Strahle ausgepreßt wird.

Die Strömungsgeschwindigkeit nimmt auf dem Wege von den Arterien zu den Kapillaren ab, von den Kapillaren zu den Venen wieder zu. In großen Arterien beträgt sie 200—400 mm in 1 Sek.; in den Kapillaren 0,6—0,8 mm, in den großen Venen 60—140 mm.

Ursache dieser Unterschiede ist die verschiedene Größe des Gesamtquerschnitts der einzelnen Gefäßbezirke. Durch jeden Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems müssen in derselben Zeit gleiche Blutmengen gehen, damit der Strom stationär ist und das Blut sich nicht an einer Stelle staut. Nun ist der Querschnitt der Aorta und der der großen Venen viel kleiner als der Gesamtquerschnitt sämtlicher Kapillaren. Da die Geschwindigkeit gleich dem in einer Sekunde durchgeflossenen Volum dividiert durch den Querschnitt ist, so ergibt sich, daß die Geschwindigkeit in den Arterien und Venen größer sein muß als in den Kapillaren.

Man bestimmt das durchfließende Volum in größeren Gefäßen von Tieren dadurch, daß man das Gefäß durchschneidet und zwischen die beiden Schnittenden eine hinreichend weite, passend geformte, kalibrierte Röhre einschaltet. Das Blut muß nun durch die Röhre fließen, um von dem einen Schnittende zum anderen hin zu kommen. Man bestimmt die Zeit, die vergeht vom Eintritt des Blutes in die Röhre bis zum Austritt aus derselben. Die Röhre wird vor dem Versuch gefüllt mit einer indifferenten Flüssigkeit, die von dem eintretenden Blut in das Gefäßsystem hinein verdrängt wird. Nach diesem Prinzipe ist gebaut das Hämodromometer von Volkmann, ähnlich, wenn auch komplizierter, die Stromuhr.

In den Kapillaren kann man bei mikroskopischer Beobachtung (z. B. der Froschschwimmhaut) direkt die Wegstrecke messen, die ein Blutkörperchen in bestimmter Zeit zurücklegt.

Die pulsatorischen Aenderungen der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Arterien lassen sich untersuchen mittels des Tachographen, eines Apparates, der die Geschwindigkeit der pulsatorischen Volumänderung einer Extremität registriert. Die Volumänderungen müssen bedingt sein durch die periodische Verstärkung und Verminderung des Blutzuflusses durch die Arterien in die Extremität, weil der Blutabfluß durch die Venen gleichmäßig vor sich geht.

Dauer des Blutumlaufes. Zur Bestimmung der kürzesten Zeit, in der ein Blutteilchen die ganze Blutbahn durchläuft, wird Ferrocyannatrium in das zentrale Ende einer durchschnittenen Vene des Versuchstieres eingespritzt und festgestellt, nach welcher Zeit das Salz durch Blaufärbung mit Eisenchlorid nachzuweisen ist in den Blutproben, die man aus dem peripheren Schnittende der Vene in kurzen Intervallen entnimmt. Das Salz, das aus der Vene wieder austritt, hat den ganzen Kreislauf vollendet.

Bei Hunden ist so die kürzeste Umlaufszeit zu 15 Sek. bestimmt worden, für den Menschen nimmt man 22 Sek. an. Die Umlaufszeit der ganzen Blutmenge ist freilich erheblich größer.

3. Die Widerstände für die Blutbewegung und der Triebkraftverbrauch.

Die bewegende Triebkraft hat bei der Blutbewegung die Widerstände zu überwinden, die durch die Reibung der bewegten Blutteilchen aneinander und durch ihre Adhäsion an der Gefäßwand entstehen.

Die innere Reibung (Viskosität) des Blutes ist groß; sie ist etwa fünfmal größer als die des Wassers.

Der Widerstand hat zur Folge, daß durch den Querschnitt eines Blutgefäßes nicht alle Blutteilchen mit gleicher Geschwindigkeit, sondern die in der Mitte durchgehenden am schnellsten, die an der Gefäßwand gelegenen fast gar nicht sich bewegen. In dem stärkeren achsialen Strom treiben vorwiegend die spezifisch schwereren körperlichen Bestandteile des Blutes, die roten Blutkörperchen, in dem schwächeren Randstrom die spezifisch leichteren Leukocyten.

Die Triebkraft wird hauptsächlich verbraucht für die Ueberwindung der Widerstände; ihr Verbrauch in einer Gefäßstrecke ist um so größer, je größer der überwundene Widerstand ist. Die Größe des Verbrauchs an Triebkraft in einer Gefäßstrecke wird gemessen durch die Größe der Blutdruckabnahme. Die Druckabnahme in der Einheit der Wegstrecke heißt das Gefälle.

Der Widerstand in einem Gefäße ist um so größer, je kleiner der Querschnitt des Gefäßes ist.

In einem gleichmäßig weiten Rohre, das in jedem Querschnitt denselben Widerstand bietet, und in dem die Bewegungsgeschwindigkeit in allen Querschnitten gleich groß ist, ist die Druckabnahme proportional der durchflossenen Strecke, das Gefälle also überall gleich.

Strömt Flüssigkeit durch ein ungleichmäßig weites Rohr, so ist das Gefälle an den weiten Stellen kleiner als an den engen, weil an den weiten Stellen der Widerstand kleiner ist.

Das größte Gefälle, mithin der größte Verbrauch an Triebkraft im Gefäßsystem, befindet sich je nach der Weite der kleinsten Arterien in diesen oder in den Kapillaren, weil in den engen Gefäßen der Reibungswiderstand besonders groß ist. In den großen Arterien und in den Venen ist das Gefälle kleiner.

§ 4. Innervation der Kreislauforgane.

Der Einfluß des Zentralnervensystems auf die Kreislauforgane (Herz und Gefäßmuskeln) dient dazu, die Gesamtstromstärke und die Verteilung des Blutstromes in den einzelnen Körperteilen den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen. Es geschieht dies durch Veränderung der Zahl und Stärke der Herzschläge und durch Veränderung des auf der Kontraktion der Gefäßmuskeln beruhenden **Gefäßtonus** der einzelnen Regionen des Körpers.

1. Innervation des Herzens.

a) Die Herzhemmungsnerven sind autonome Nerven, die durch die beiden **Nervi vagi** zum Plexus cardiacus verlaufen.

Reizung des peripheren Stumpfes eines durchschnittenen Vagus hat folgende Wirkungen aufs Herz:

1. eine negativ **chronotrope**: Verminderung der Schlagzahl oder gar einen allerdings nicht lange dauernden Stillstand in Diastole;
2. eine negativ **inotrope**: Verminderung der Kontraktionsstärke;
3. eine negativ **dromotrope**: Verzögerung der Erregungsleitung;
4. eine negativ **bathmotrope**: Herabsetzung der Erregbarkeit.

Diese vier Wirkungen treten zwar meist, aber nicht immer zusammen auf, sie sind also wenigstens teilweise unabhängig voneinander.

Nach Beginn der Reizung vergehen erst noch eine oder zwei normale Kontraktionen, bevor die Wirkung bemerkbar wird; auch dauert die Wirkung noch einige Sekunden nach Aufhören der Reizung an.

Reizung beider Vagi hat stärkere Wirkung, als Reizung eines Vagus.

Das Zentrum der Herzhemmungsnerven, das im Vaguskern des verlängerten Marks liegt, ist in wechselnder Stärke tonisch erregt, denn Durchschneiden der Vagi bewirkt Zunahme der Schlagzahl. Die Erregung des Zentrums wird verstärkt durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute, ferner durch Blutdrucksteigerung.

Atropin und in großen Dosen auch Curare lähmen die Vagusendigungen im Herzen. Muskarin regt sie an.

Nikotin wirkt erst erregend, nachher lähmend auf die Herzhemmungsnerven. Angriffspunkt des Nikotins sollen die Nervenzellen sein, die in den

Herzganglien in die Herzhemmungsbahnen eingeschaltet sind (siehe Kapitel XX. § 3).

b) Die Herzbeschleunigungsnerven sind die **Nervi accelerantes**, die aus dem Rückenmark zum ersten Brustganglion und unteren Halsganglion des Sympathicus, und von da zum Plexus cardiacus gehen. Ihre Reizung hat positiv chrono-, ino-, dromo- und bathmotrope Wirkung.

Man vermutet, daß ihr Zentrum auch im verlängerten Mark liegt; dasselbe soll nicht tonisch erregt sein.

Direkte elektrische Reizung des verlängerten Marks hat Beschleunigung der Pulsfrequenz zur Folge, falls zuvor, um die Wirkung der Herzhemmungsfasern auszuschalten, die Vagi durchschnitten sind. Bei gleichzeitiger Reizung des Vagus und Accelerans überwiegt während der Reizung die Vaguswirkung, nach der Reizung die Nachwirkung des Accelerans.

Die Erregung der Zentren des Vagus und Accelerans wird ferner beeinflußt:

a) durch psychische Vorgänge: im Affekte schlägt das Herz manchmal langsamer, manchmal schneller als gewöhnlich;

b) durch Erregung zentripetaler Nerven: es gibt viele sensible Nerven, deren Erregung reflektorische Veränderung der Herztätigkeit zur Folge hat.

Z. B. tritt Herzhemmung auf bei Reizung:
α) des Nervus depressor (siehe S. 48),
β) der sensiblen Baucheingeweidenerven durch Klopfen auf den Bauch (Goltz'scher Klopfversuch).

Die Zahl der Herzkontraktionen in einer Minute beträgt beim Erwachsenen im Mittel 70, bei Kindern mehr, im ersten Lebensjahr 130.

Die Pulsfrequenz ist gesteigert bei Muskelarbeit, nach Nahrungsaufnahme, bei Temperaturerhöhung (Fieber).

Die Steigerung der Pulsfrequenz bei Muskelarbeit wird folgenden Ursachen zugeschrieben: Zunahme der Körpertemperatur, direkte Einwirkung der bei der Muskeltätigkeit gebildeten Stoffwechselprodukte aufs Herz, von den sensiblen Muskelnerven ausgelöste Reflexe, Mitinnervation der Herznervenzentren von seiten der Großhirnrinde her. Die Steigerung der Pulsfrequenz nach Nahrungsaufnahme beruht wahrscheinlich auf der gleichzeitigen Zunahme der Körpertemperatur, durch welche teils direkt, teils reflektorisch die Herztätigkeit beeinflußt wird.

2. Innervation der Gefäße.

Die Gefäßmuskeln (glatte Muskeln) sind am stärksten entwickelt in den Arterienwänden, schwächer in den Venen. Die Kapillaren sind auch kontraktil. In den Gefäßwänden befinden sich außerdem Nervengeflechte für die Muskeln.

Die Gefäßmuskeln der Arterien sind dauernd in einem Zustande tonischer Kontraktion von wechselnder Stärke.

Der Tonus der Arterienmuskeln kann beeinflußt werden:

1. direkt durch Einwirkungen auf die Muskeln oder Nervengeflechte der Gefäße selbst.

a) Direkt verstärkt wird der Tonus z. B.

α) durch Dehnung der Gefäßwand infolge stärkerer Füllung der Gefäße,

β) durch das von den Nebennieren gebildete Adrenalin, das wahrscheinlich durch direkte Erregung der Nervengeflechte der Gefäßwand den Tonus steigert. Auf die Koronargefäße wirkt es erweiternd. — Außer dem Adrenalin kommen noch andere blutdrucksteigernde Stoffe unbekannter Art im Blutserum vor.

γ) durch lokale Abkühlung der Gefäße.

b) Direkt herabgesetzt wird der Tonus z. B.

α) durch manche Stoffwechselprodukte der Organe (Kohlensäure),

β) durch lokale Erwärmung der Gefäße.

2. indirekt durch Erregungen, die vom Zentralnervensystem aus auf der Bahn der Gefäßnerven den Gefäßen zugeleitet werden. Die Gefäßnerven sind einzuteilen in:

a) Die den Tonus steigernden, gefäßverengernden **vasomotorischen** oder **vasokonstriktorischen** Nerven.

Ihr Zentrum liegt in der Medulla oblongata vom oberen Teile des vierten Ventrikels an bis unterhalb des Calamus scriptorius auf beiden Seiten; vom Zentrum aus gehen die Vasomotoren im Rückenmark abwärts und treten mit Nervenzellen des Rückenmarkgraus in Verbindung; von da gehen sie durch die vorderen Wurzeln und die Rami viscerales in den Sympathicus. Sie verlaufen dann weiter im sympathischen System (z. B. im Splanchnicus) oder mit anderen peripheren Nerven zusammen (z. B. im Trigeminus, Ischiadicus) zu den Gefäßen.

Daß die Gefäße der Lungen, des Herzens und des Gehirns Gefäßnerven haben, wird von manchen Autoren bestritten. Nach der Angabe anderer Autoren soll der Vagus vasokonstriktorische, der Sympathicus vasodilatatorische Nerven für die Herzgefäße haben.

Das Zentrum der Vasokonstriktoren ist in wechselnder Stärke tonisch erregt, denn Durchschneiden eines vasokonstriktorischen Nerven bewirkt eine, je nach der Stärke des Tonus verschiedene Erweiterung der von dem Nerven innervierten Gefäße.

Durchschneidet man das Rückenmark, so tritt Erweiterung der von den durchschnittenen Vasokonstriktoren versorgten Gefäße ein; nach einiger Zeit stellt sich aber der Tonus wieder her, offenbar weil die von den vasokonstriktorischen Bahnen durchsetzten Rückenmarkszellen die Funktion des Zentrums übernommen haben. Auch

nach Durchschneidung peripherer vasokonstriktorischer Nerven tritt der Tonus nach einiger Zeit wieder auf, indem wahrscheinlich die Muskeln selbst automatisch erregt werden.

Die Erregung des Zentrums wird verstärkt durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel.

In der Leiche sind die Arterien fast blutleer, weil bei Eintritt des Todes das Vasokonstriktorenzentrum durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel stark erregt wird, mithin die Arterien sich stark kontrahieren und das Blut aus sich auspressen.

b) Die den Tonus herabsetzenden, gefäßerweiternden, **vasodilatatorischen** Nerven.

Sie verlaufen teils mit den Vasokonstriktoren zusammen durch den Sympathicus, teils gehen sie direkt aus Gehirn- und Rückenmarksnerven zu den Gefäßen. Aus dem Rückenmark treten sie zum Teil durch die hinteren Wurzeln aus (siehe auch Kapitel XX).

Beispiele vasodilatatorischer Nerven:

1. In der Chorda tympani verlaufen Fasern zur Submaxillarspeicheldrüse, deren Reizung Erweiterung der Gefäße der Drüse bewirkt.

2. Reizung der Nervi erigentes (Nerven, die aus dem Plexus sacralis zum Plexus hypogastricus und von da zum Penis gehen) bewirkt stärkere Blutfülle des Penis und dadurch die Erektion.

Wo die Vasodilatatoren mit den Vasokonstriktoren zusammen verlaufen, kann man sie getrennt von diesen nachweisen, weil die beiden Arten von Nerven verschiedene Erregbarkeit besitzen. Die Dilatatoren sind schon durch schwache elektrische Ströme und geringe Reizfrequenz erregbar, die Konstriktoren beanspruchen eine größere Stromstärke und Reizfrequenz.

Nach Durchschneidung der Nerven behalten die Dilatatoren ihre Erregbarkeit viel länger, bis sie absterben und degenerieren, als die Konstriktoren.

Ueber die Art, wie die gefäßerweiternden Nerven den Tonus der Muskulatur herabsetzen, ist nichts bekannt.

Man nimmt an, daß das Zentrum der Vasodilatatoren in der Medulla oblongata liegt.

Die Erregung der Gefäßnervenzentren wird beeinflußt durch

a) psychische Vorgänge: im Affekte kann die Erregung der Zentren verstärkt oder geschwächt sein (Angstblässe, Schamröte);

b) Erregung peripherer zentripetaler Nerven. Man teilt die reflektorisch wirksamen zentripetalen Nerven ein in:

α) pressorische Nerven, d. s. zentripetale Nerven, die reflektorisch eine Gefäßverengerung und dadurch Blutdrucksteigerung (Pression) bewirken;

β) depressorische Nerven, d. s. zentripetale Nerven, die reflektorisch den Blutdruck herabsetzen.

Pressorisch wirken die meisten zentripetalen Nerven.

Ein depressorischer Nerv ist der beim Kaninchen entdeckte „Nervus depressor", der vom Anfangsteil der Aorta zum Vagus und von da in

das verlängerte Mark führt, der durch Dehnung der Aortenwand erregt wird und danach reflektorisch Sinken des Blutdrucks und gleichzeitig Herabsetzung der Pulsfrequenz bewirkt.

Die **Regulation der Blutverteilung** in den einzelnen Teilen des Körpers beruht auf der direkten und indirekten Veränderung des Tonus besonders der kleinen Arterien. Die Blutverteilung ist so durch Verschiedenheiten des Tonus der verschiedenen Gefäßbezirke geregelt, daß jeder Körperteil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge erhält, die er nötig hat. Die Gefäße eines Körperteils sind um so weiter, der Blutgehalt ist um so größer, je tätiger dieser Körperteil ist. Gleichzeitig mit der Erweiterung in einem tätigen Körperteil geht eine Verengerung in den ruhenden Teilen einher.

In der Ruhe enthalten die Bauch- und Brustgefäße mehr als die Hälfte der ganzen Blutmenge. Während der Verdauung ist die Blutfülle der Baucheingeweide größer als in Nüchternheit. Bei Arbeitsleistung füllen sich die Blutgefäße der arbeitenden Muskeln stärker mit Blut als in der Ruhe; gleichzeitig werden die vom Splanchnicus innervierten Bauchgefäße verengt.

Die Veränderung der Weite der Hautgefäße dient zur Temperaturregulation.

Eine nicht zweckentsprechende Blutverteilung, die bei Aenderung der Körperlage rein mechanisch erfolgt durch Sinken des Blutes in die tiefer gelagerten Körperteile, wird ausgeglichen durch eine der verschieden hohen Lage der Körperteile entsprechende Verschiedenheit des Tonus der einzelnen Gefäßbezirke.

Kleinere Blutverluste werden kompensiert durch allgemeine Verengerung der Gefäße. Für große Blutverluste über die Hälfte der Blutmenge reicht aber diese Kompensation nicht mehr aus; es kommt zu starkem Sinken des Blutdrucks, mangelhaftem Klappenschluß und damit zum Stillstand der Blutbewegung. Der Verblutungstod erfolgt in solchen Fällen nicht wegen Mangel an irgend einem Bestandteil des Blutes, z. B. an Hämoglobin, sondern nur wegen ungenügender Füllung der Gefäße und der damit verbundenen Kreislaufstörung. Ersetzt man das verlorene Blut durch eine indifferente Flüssigkeit (0,9 % Kochsalzlösung, **Transfusion**), so stellt sich die Blutbewegung wieder her. Bei Verlusten aber von mehr als zwei Drittel der Blutmenge reicht das noch vorhandene Hämoglobin zur Unterhaltung der Sauerstoffzufuhr nicht mehr aus, es tritt der Tod trotz Wiederherstellung der Zirkulation wegen Sauerstoffmangel ein. Hier kann beim Menschen nur Transfusion von Menschenblut lebensrettend wirken. Tierblut ist wegen der globuliciden Eigenschaft des Serums dazu nicht geeignet (siehe S. 51).

Kapitel III. **Zusammensetzung des Blutes.**

Das Blut enthält:

1. die zu transportierenden Stoffe, nämlich:
   a) die resorbierten Nahrungsstoffe und den Sauerstoff,
   b) die Stoffwechselprodukte,
   c) Produkte der inneren Sekretion (Hormone, Kapitel XII).
2. gewisse Schutzeinrichtungen, nämlich:
   a) die Substanzen zur Blutgerinnung,
   b) die weißen Blutkörperchen, die zum Schutze gegen manche Fremdkörper dienen,
   c) Immunstoffe zum Schutze gegen Infektionskrankheiten.

Das Blut ist eine rote, undurchsichtige, salzig schmeckende, eigentümlich riechende Flüssigkeit von etwa 1,06 spez. Gewicht. Es reagiert in frischem Zustande auf Lackmus neutral oder schwach sauer, nach einigem Stehen alkalisch infolge Entweichen von CO_2. Die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes beträgt $\Delta = 0{,}56^{0}$, das entspricht einem osmotischen Druck von etwa 7 Atmosphären.

Das Blut besteht aus einer klaren, gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Plasma, und darin suspendierten körperlichen Bestandteilen, den roten und weißen Blutkörperchen, sowie den Blutplättchen.

Blut außerhalb des Körpers gerinnt wenige Minuten nach Austritt aus den Gefäßen, d. h. es erstarrt zu einer gallertigen Masse. Die Gerinnung beruht auf der Abscheidung eines Eiweißkörpers aus dem Plasma. Das ausgeschiedene Eiweiß, Fibrin, bildet ein Netzwerk, das das übrige Blut in seine Maschen einschließt. Das Gerinnsel schrumpft allmählich und preßt dadurch eine klare, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, das Blutserum, aus sich aus. Das Gerinnsel mit den noch eingeschlossenen Körperchen heißt Blutkuchen. Blutplasma besteht aus Serum und dem fibrinbildenden Eiweiß. Serum ist Plasma ohne fibrinbildendes Eiweiß. Defibriniert heißt das Blut, aus dem das Fibrin z. B. durch Schlagen mit einem Stabe entfernt ist; das Fibrin bleibt dabei am Stabe hängen; das defibrinierte Blut besteht aus Körperchen und Serum.

Die Blutmenge beträgt beim erwachsenen Menschen etwa 5,5 % des Körpergewichts, d. s. rund 4,5 Liter, bei Kindern relativ mehr; hiervon sind 35 Volumprozent Blutkörperchen und 65 Volumprozent Plasma.

§ 1. **Blutkörperchen.**

1. **Die roten Blutkörperchen** oder **Erythrocyten**

des Menschen sind weiche, elastische, bikonkave oder napfförmige Scheibchen von 7,5 μ Durchmesser, 1,6 μ Dicke, 70 μ^3 Volum und 130 μ^2 Oberfläche, die bei durchfallendem Licht in dünner Schicht

gelbgrün, bei auffallendem Lichte in dicker Schicht rot aussehen und 1,1 spez. Gewicht haben; sie sind schwerer als das Plasma, daher sinken sie im stehenden Blute zu Boden.

Der Mensch und die meisten Säugetiere haben runde kernlose rote Blutkörperchen; Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische haben ovale kernhaltige rote Blutkörperchen.

1 mm^3 Blut enthält beim Manne etwa 5, bei der Frau 4,5 Millionen rote Blutkörperchen. Die Gesamtoberfläche der roten Blutkörperchen beträgt beim Manne 3200 m^2, bei der Frau 2900 m^2.

Durch die große Oberfläche der Blutkörperchen wird die Sauerstoffaufnahme und -abgabe bei der Lungen- und Gewebeatmung begünstigt.

Die Zahl der Blutkörperchen wird bestimmt, indem man sie in einem genau abgemessenen, um einen bekannten Betrag verdünnten Blutquantum unter dem Mikroskop in einer besonders konstruierten Zählkammer zählt.

Die Zahl der roten Blutkörperchen ist bei Bewohnern des Hochgebirges größer als bei Bewohnern des Tieflandes.

Die roten Blutkörperchen enthalten 35 % Trockensubstanzen, davon ist die wichtigste:

Der rote Blutfarbstoff, **Hämoglobin**, bildet 87—95 % der Trockensubstanz der Blutkörperchen (11—15 % des Blutes); er is in das Stützgerüst der Blutkörperchen, das Stroma, eingelagert.

Das in den Blutkörperchen befindliche Hämoglobin löst sich in der Blutflüssigkeit nach Zusatz von Wasser, Aether, Chloroform, Galle zum Blut, ferner bei der Fäulnis, nach Erwärmen, nach mehrfachem Gefrieren und Wiederauftauen des Blutes, nach Durchleitung von starken elektrischen Schlägen. Blut, dessen Blutfarbstoff gelöst ist, sieht durchsichtig (lackfarben) aus.

Die Ursache des Hämoglobinaustritts liegt entweder in der Störung des osmotischen Gleichgewichts zwischen den Körperchen und der umspülenden Flüssigkeit, oder in einer Aenderung der Permeabilität der Zellen. Ersteres tritt z. B. ein nach Wasserzusatz, es quellen die Körperchen und gehen dadurch zugrunde; letzteres ist bedingt durch die Auflösung der Zelllipoïde, z. B. in Aether etc.

Hämoglobin tritt auch aus den Blutkörperchen aus, wenn diese in das Blutserum einer anderen Tierart gebracht werden. Da solches Serum alle physikalischen Eigenschaften hat, die das Bestehen der Blutkörperchen in ihm ermöglichen, so muß die Ursache dieses Hämoglobinaustritts in chemischen Verschiedenheiten verschiedener Blutserumarten bestehen. Diese Verschiedenheiten kommen wahrscheinlich den Eiweißkörpern zu. Eiweiß einer Serumart wirkt auf die Körperchen einer anderen Tierart wie ein Gift (globulicide oder hämolytische Wirkung des Serums).

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird kolorimetrisch bestimmt, indem man ein abgemessenes Blutquantum mit Wasser so verdünnt, bis die Lösung gleiche Färbkraft besitzt, wie eine Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt, und dann aus der Verdünnung die Hämoglobinmenge berechnet.

Die chemischen Eigenschaften des Hämoglobins siehe S. 23.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins besteht darin, daß es vermöge seiner Fähigkeit, sich mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin locker zu verbinden, als Sauerstoffträger dient (siehe S. 24 und 58).

Das Stroma der roten Blutkörperchen, das nach dem Austritt des Blutfarbstoffs zurückbleibt, besteht hauptsächlich aus Eiweiß, Lecithin, Cholesterin. Die Asche der roten Blutkörperchen enthält hauptsächlich Kaliumchlorid, Kaliumphosphat und Eisenoxyd.

Die roten Blutkörperchen zerfallen im Körper fortwährend in großer Zahl. Orte des Zerfalls sind Leber und Milz. Ersatz des Verlustes durch Neubildung findet im roten Knochenmark statt (beim Embryo auch in der Leber und Milz). Dort werden kernhaltige gefärbte Blutzellen, die Erythroblasten gebildet, die sich unter Zerfall ihres Kernes in die roten Blutkörperchen umwandeln. Nach größeren Blutverlusten vollzieht sich der Wiederersatz der Blutkörperchen in etwa 2 Wochen.

2. **Die weißen Blutkörperchen** oder **Leukocyten**

haben einen Durchmesser von 4—14 μ; sie sind farblose, ein- oder mehrkernige Zellen, die ihre Gestalt wie Amöben verändern und durch Ausstrecken und Einziehen von Protoplasmafortsätzen wandern können. In Ruhe sind sie kugelig.

Man kennt mehrere Arten von Leukocyten, die sich voneinander durch ihre Größe, Gestalt, Zahl der Kerne und die Färbbarkeit des Protoplasmas unterscheiden; die physiologische Bedeutung dieser Unterschiede ist unbekannt; aus pathologischen Beobachtungen geht jedoch hervor, daß die verschiedenen Leukocyten (Lymphocyten und Myelocyten) sich verschiedenen Krankheitskeimen und Fremdkörpern gegenüber verschieden verhalten.

Die Zahl der Leukocyten beträgt etwa 7000 in 1 mm^3 Blut (1 weißes auf 700 rote), unterliegt aber erheblichen Schwankungen.

Die Leukocyten enthalten außer Wasser hauptsächlich Eiweiß (vorwiegend Nucleïne und Nucleoproteïde) und in geringer Menge Lecithin, Cholesterin und Salze.

Die weißen Blutkörperchen sind imstande, zwischen den Kapillarendothelzellen durch die Kapillarwände hindurch in die Gewebe zu wandern, daher heißen sie auch Wanderzellen. Ihre physiologische Bedeutung liegt darin, daß sie den Transport mancher ungelösten Substanzen (Fett, Pigment) vermitteln und fremde Körper (z. B. Bakterien) zerstören und entfernen. Sie treten in besonders großen Mengen da aus den Gefäßen aus, wo in den Geweben entzündungserregende fremde Stoffe sind, und bilden hier durch massenhaften Austritt den Eiter. Sie werden zu ihrer Tätigkeit angeregt durch chemische Einwirkungen.

Die weißen Blutkörperchen entstehen in den Lymphdrüsen, in der Milz und im Knochenmark (siehe S. 56 u. 57).

3. **Die Blutplättchen** oder **Thrombocyten**

sind farblose, stark lichtbrechende, leicht vergängliche Zellen von

2—4 μ Durchmesser, die amöboide Bewegung zeigen; ihre Zahl beträgt etwa 600 000 in 1 mm^3 Blut. Sie haben Bedeutung für die Blutgerinnung (siehe unten).

Als körperliche Bestandteile finden sich auch noch im Blute die Elementarkörperchen, d. s. Fettkörnchen, die durch den Chylus in das Blut kommen, und Zerfallsprodukte der Blutkörperchen.

§ 2. Blutplasma.

Blutplasma kann rein erhalten werden, wenn man ungeronnenes Blut bei niedriger Temperatur (gegen 0° C.) stehen läßt oder zentrifugiert. Die Gerinnung wird dadurch verzögert, die Körperchen setzen sich ab, das Plasma steht als klare Flüssigkeit über den Körperchen.

Das Plasma ist eine gelbliche, in frischem Zustande neutral reagierende Flüssigkeit vom spez. Gewicht 1,03; es enthält 9 % Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiß (7—8 %):

a) Serumalbumine (3—5 %) und Serumglobuline (3—4 %).

Die Albumine unterscheiden sich voneinander durch ihr spezifisches Drehungsvermögen, ihre Koagulationstemperatur und sofern sie kristallisierbar sind (wie im Pferdeserum), durch die Kristallform.

Der Gehalt des Plasma an Albumin und Globulin ist wechselnd.

b) Fibrinogen (0,1—0,3 %).

Fibrinogen ist ein gelöster, globulinartiger Eiweißstoff, aus dem bei der **Gerinnung** das feste **Fibrin** entsteht.

Fibrinogen kann aus seiner Lösung durch Ausfällen mit gleichem Volum gesättigter Kochsalzlösung dargestellt werden. Die Menge des Fibrins im Blute ist gering, sein Volum erscheint aber groß, weil es gequollen ist. Defibriniertes Blutplasma heißt **Blutserum.**

Die Gerinnung wird bewirkt durch ein Ferment, das **Thrombin;** dieses Ferment ist im normalen Blute nicht vorhanden, es entsteht erst, wenn das Blut mit Fremdkörpern in Berührung kommt.

Solange das Blut innerhalb der gesunden Gefäßwand und unberührt von Fremdkörpern ist, gerinnt es daher nicht. Kommt Blut mit Fremdkörpern in Berührung, so bildet sich das Thrombin durch Zusammenwirkung von drei Substanzen:

1. dem Thrombogen, d. i. die im normalen Plasma gelöste Vorstufe des Thrombins,
2. der Thrombokinase, d. i. eine Substanz, die durch Zerfall von Blutplättchen entsteht und die auch aus anderen Gewebezellen gebildet werden kann,
3. löslichen Kalksalzen. Werden die löslichen Kalksalze durch Zusatz oxalsaurer Salze ausgefällt, so kann das Thrombin nicht gebildet werden; die Gerinnung bleibt aus.

Im Blute sollen auch geringe Mengen einer gerinnunghemmenden Substanz, Antithrombin genannt, vorhanden sein; diese Substanz soll in größeren Mengen durch intravaskuläre Injektion von Proteosen gebildet werden, so daß danach die Gerinnung verhindert ist. Aehnlich wie Antithrombin

wirkt auch Zusatz von Blutegelextrakt (Hirudin), von Schlangengift u. a. zum Blute gerinnunghemmend.

Die Gerinnung ist ferner zu hemmen durch Abkühlen des Blutes, durch Zusatz gesättigter Magnesiumsulfatlösung.

Die Gerinnung hat den Zweck, Blutungen aus verletzten Gefäßen zu stillen dadurch, daß das Gerinnsel die Oeffnung der Gefäße verstopft. Bei der Bluterkrankheit (Hämophilie) gerinnt das Blut nicht, daher treten hier leicht lebensgefährliche Blutungen auf.

2. Aetherextraktivstoffe: Fette, Cholesterin, Cholesterinfettsäureester, Lecithin (etwa 0,5 %).

3. Kohlehydrate, hauptsächlich Traubenzucker (0,1 %), in Spuren Fruchtzucker. In Form dieser Zucker werden die Kohlehydrate durch das Blut von einem Orte zum anderen im Körper transportiert.

4. Produkte des Stoffwechsels: Harnstoff (0,05 %), Harnsäure, Kreatin, Purinbasen, Milchsäure und andere in kleinen Mengen.

5. Salze (0,8—0,9 %), hauptsächlich Kochsalz (0,6 %), neutrales und saures Natriumkarbonat, in geringerer Menge saures Calciumkarbonat, Magnesiumsulfat, Kaliumchlorid.

Das Plasma enthält auch einige Fermente (Diastase, Maltase, proteolytische Fermente, Oxydase, Katalase), ferner Antifermente (Antitrypsin u. a.) sowie die Produkte der inneren Sekretionen (Hormone, Kapitel XII).

Das Plasma enthält ferner die ihrer chemischen Natur nach noch unbekannten, wahrscheinlich eiweißartigen Schutzstoffe oder Immunstoffe, die den Körper vor Infektionskrankheiten schützen. Sie können angeboren oder durch Ueberstehen der Krankheit erworben sein. Diese Schutzstoffe wirken dadurch, daß sie entweder die Bakterien selbst oder die giftigen Stoffwechselprodukte der Bakterien, die Toxine, unschädlich machen.

Es gibt auch solche Stoffe im Blute, die auf fremdes Blut schädigend wirken, sei es, daß sie die Körperchen solchen Blutes auflösen oder agglutinieren, sei es, daß sie die dem Körper fremden Serumeiweißstoffe fällen.

Diese Schutzstoffe, die auch Antikörper genannt werden, werden wahrscheinlich von den Leukocyten gebildet; Substanzen, die, in den Organismus eingeführt, die Bildung von Antikörpern veranlassen, heißen Antigene.

Einspritzen artfremden Eiweißes bewirkt aber auch manchmal eine Ueberempfindlichkeit des Organismus, Anaphylaxie genannt, gegen später wiederholte Einspritzung desselben artfremden Eiweißes; sie äußert sich in schweren Krankheitserscheinungen, die zum Tode führen können (siehe S. 22).

Kapitel IV. Lymphe, Lymphdrüsen, Milz.

§ 1. Die Lymphe.

Zusammensetzung der Lymphe.

Aus den Blutkapillaren transsudiert fortwährend Flüssigkeit in die Gewebe, die als Gewebeflüssigkeit die Zellen umspült und

den Gewebezellen die Nahrungsstoffe zuführt. Nach Abgabe dieser Stoffe und Aufnahme von Endprodukten des Stoffwechsels geht die Gewebeflüssigkeit aus den feinsten Gewebespalten in die Lymphgefäße als Lymphe über, die durch die großen Lymphstämme (Ductus thoracicus, Truncus lymphaticus dexter) in die Blutgefäße zurückfließt; ein Teil der Stoffe der Gewebeflüssigkeit gelangt freilich auch direkt durch die Kapillarwand wieder in das Blut.

Die Lymphe ist eine wasserhelle, salzig schmeckende Flüssigkeit von etwa 1,02 spez. Gewicht und 6 % Trockensubstanz, die spontan nach Austritt aus dem Körper gerinnt. Sie enthält als zellige Elemente spärliche weiße Blutkörperchen, vorwiegend Lymphocyten, und im Plasma dieselben Substanzen wie das Blutplasma, und zwar auch in ungefähr denselben Mengen außer den Eiweißstoffen, deren Menge in der Lymphe meist bedeutend kleiner ist als im Blut; nur die aus der Leber abfließende Lymphe ist reich an Eiweiß.

Die aus den Geweben ausfließende Lymphe soll auch noch giftige Stoffwechselprodukte enthalten.

Die Lymphe, die während der Fettverdauung aus den Lymphgefäßen des Darmkanals kommt, enthält das resorbierte Fett in feiner Emulsion und sieht deshalb milchig getrübt aus; sie wird **Chylus** genannt.

Die Menge der Lymphe, die durch den Ductus thoracicus fließt, wird beim Menschen auf mehrere Liter täglich geschätzt. Die Menge der in den Organen gebildeten Lymphe ist von deren Tätigkeit abhängig.

Lymphbildung.

Bei der Transsudation der Lymphe aus den Blutkapillaren sind physikalische Vorgänge, besonders Osmose, aber auch Filtration der Blutflüssigkeit durch die Gefäßwand hindurch, im Spiele.

Die Lymphbildung durch Osmose dürfte darauf beruhen, daß in der Gewebeflüssigkeit wegen des größeren Gehaltes an Stoffwechselendprodukten der osmotische Druck größer wird, als im Blute; dies muß Wasseraustritt aus dem Blute in die Gewebe, Wanderung der Stoffwechselendprodukte aus den Geweben ins Blut durch Osmose zur Folge haben. Filtration kommt noch hinzu, weil der hydrostatische Druck in den Blutkapillaren größer ist, als in den Geweben.

Ob diese physikalischen Vorgänge allein die Lymphbildung bewirken, oder ob außerdem auch noch eine besondere Tätigkeit des Kapillarendothels dabei mitwirkt, das die Lymphe gleichsam in die Gewebe hinein sezerniert (ähnlich so, wie vom Drüsenepithel das Drüsensekret erzeugt wird), ist gegenwärtig noch unentschieden.

Lymphagoga nennt man Substanzen, die, in die Blutgefäße injiziert vermehrte Lymphbildung zur Folge haben; sie werden eingeteilt in:

1. solche, die vermehrten Uebertritt von Blutflüssigkeit in die Gewebe aus noch unbekannten Ursachen bewirken: Extrakte von Blutegeln, von Krebsmuskeln, Peptone u. a.;

2. solche, die Wasserentziehung aus den Geweben, wahrscheinlich durch Osmose bewirken: konzentrierte Lösungen von Kochsalz, Zucker.

Lymphbewegung.

Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist der Druck, den die in den Lymphbahnen immer nachrückende, in den Geweben gebildete Lymphe ausübt, und der den Gewebeturgor erzeugt. Die Bewegung der Lymphe wird unterstützt durch Kompression der Lymphgefäße von seiten der Skelettmuskeln, wobei rückläufige Bewegung durch Klappen verhindert wird. Auch die Aspiration durch den negativen Druck im Thorax wirkt fördernd auf die Lymphbewegung.

Der Lymphbewegung dienen bei manchen Tieren noch besondere Lymphherzen.

Die serösen Höhlen (Pleura-, Perikardial-, Peritonealhöhle) können als sehr große Lymphräume angesehen werden; sie enthalten gewöhnlich spärliche Mengen seröser Flüssigkeit, die in ihrer Zusammensetzung der Lymphe gleich ist. Lösliche, in die serösen Höhlen gebrachte Substanzen werden teils durch Blutkapillaren, teils durch die Lymphgefäße resorbiert. Ueber die Kräfte, die diese Resorption bewirken, gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Sicher ist jedoch, daß an dieser Resorption die durch die Respiration bewirkte abwechselnde Erweiterung und Wiederverengerung der Lymphspalten des Zwerchfells und der Pleura beteiligt ist, wobei die Lymphe bald aus den serösen Höhlen in die Lymphspalten aufgesaugt, bald aus den Spalten in die Lymphgefäße weiter befördert wird. Auch fein verteilte feste Substanzen (z. B. Fett, Farbstoffe) können aus den serösen Höhlen auf diese Weise durch die Lymphgefäße resorbiert werden.

§ 2. Die Lymphdrüsen

bestehen aus retikulärem Gewebe, in dessen Maschen sich Zellennester befinden. Hier entstehen Leukocyten (Lymphocyten) und diese werden dann abgegeben an die Lymphe, die aus einem oder mehreren zuführenden Gefäßen in die Maschen eintritt und durch ein abführendes Gefäß wieder austritt.

Außer der Neubildung von Leukocyten haben die Lymphdrüsen noch die Funktion, die durchfließende Lymphe zu reinigen, giftige Stoffwechselprodukte unschädlich zu machen, sowie Bakterien und unbrauchbar gewordene Lymphzellen, die mit der Lymphe eintreten, festzuhalten und zu zerstören, so daß sie nicht in den allgemeinen Kreislauf gelangen können.

Retikuläres, von Lymphe durchströmtes Gewebe, das zur Neubildung von Leukocyten dient, findet sich auch sonst noch im Körper, z. B. an

manchen Stellen unter den Schleimhäuten (Solitärknötchen, Peyersche Plaques des Darmes).

§ 3. Die Milz

besteht aus einem Gerüst, das von den Milztrabekeln gebildet wird, und das die Milzpulpa, ein retikuläres Gewebe mit vielen eingelagerten Zellen, trägt. An vielen Stellen findet man die Zellen zu Knötchen, den Milzfollikeln, angehäuft. Die Zellen der Pulpa sind teils Leukocyten, teils größere mehrkernige Zellen, teils rote Blutkörperchen, teils solche Zellen, die rote Blutkörperchen in sich aufgenommen haben. Das Blut soll nach den Angaben der meisten Autoren aus den Kapillaren in die Maschen der Pulpa ein- und von da durch die Milzvenen herausfließen.

In der Milzkapsel befinden sich glatte Muskelfasern, von deren Kontraktionszustand die Größe der Milz abhängt. Diese Muskeln vollführen langsame rhythmische Kontraktionen.

In der Milz werden Leukocyten gebildet und an das Blut abgegeben, denn das Milzvenenblut enthält mehr Leukocyten als das arterielle. Dieser Funktion entspricht auch der anatomische Bau der Milz, der mit dem einer Lymphdrüse viele Analogien zeigt.

In der Milz werden aber auch weiße Blutkörperchen zerstört; man findet in ihr daher solche Stoffe, die aus den Zellkernen zugrunde gegangener weißer Blutkörperchen entstehen, d. s. die Purinbasen, Zersetzungsprodukte der Kernnucleïne, die als Vorstufen der Harnsäure gelten. Wird Milzpulpa mit Sauerstoff digeriert, so bildet sich Harnsäure. Die Milz wird deshalb als ein besonderer Ort für Harnsäurebildung angesehen.

In der Pulpa finden sich ferner Zellen, die rote Blutkörperchen in verschiedenen Stadien des Zerfalls enthalten; in der Milz werden also rote Blutkörperchen zerstört. Auch sollen in der Milz rote Blutkörperchen neugebildet werden.

Die Milz kann exstirpiert werden, ohne daß der Körper zugrunde geht; ihre Funktionen können also von anderen Organen (Lymphdrüsen, rotem Knochenmark, Leber) übernommen werden. Nach Exstirpation der Milz tritt Mehrausscheidung von Eisen ein.

Die Milz ist in vielen Fällen von Infektionskrankheiten stark vergrößert. Es kommt ihr dabei offenbar die Aufgabe zu, durch ihre in gesteigertem Maße produzierten Zellen die Krankheitserreger unschädlich zu machen.

Kapitel V. **Blutgase und Chemie der Atmung.**

§ 1. Blutgase.

Zur Blutgasanalyse bringt man das körperwarme Blut in einen luftleeren Raum; die Gase entweichen dann in den luftleeren Raum, können danach aufgefangen und analysiert werden. Zur Erzeugung des Vakuums bei der Blutgasanalyse bedient man sich der Quecksilberluftpumpe.

Das Blut gibt an das Vakuum Sauerstoff und Kohlensäure ab. Diese Gase sind in dem Blute nur zu einem geringen Teile physikalisch gelöst; größtenteils sind sie chemisch gebunden, denn der Gehalt des Blutes an diesen Gasen ist:

1. größer, als aus den Absorptionskoeffizienten der Gase zu berechnen ist.

Vom Sauerstoff des arteriellen Blutes ist nur etwa 0,3 Volumprozent, von der Kohlensäure des venösen nur etwa 2,2 Volumprozent gelöst.

2. nicht proportional dem über dem Blute lastenden Partiardruck[1]) der Gase, was bei physikalischer Lösung der Fall sein müßte.

Die chemische Bindung ermöglicht in gleicher Zeit den Transport größerer Gasmengen, als wenn die Gase nur rein physikalisch gelöst wären.

Der **Sauerstoff** ist an das Hämoglobin gebunden zu **Oxyhämoglobin.**

Die **Kohlensäure** ist gebunden:

1. größtenteils an Bestandteile des Plasma, nämlich hauptsächlich an Natrium zu **Natriumbikarbonat** und in geringer Menge auch an Calcium zu saurem Calciumkarbonat, sowie an Eiweiß.

2. zu einem kleinen Teil an Hämoglobin in den roten Blutkörperchen.

Die Verbindungen der Gase mit den Bestandteilen des Blutes sind leicht dissoziierbar, d. h. sie zersetzen sich leicht so, daß die Gase frei werden.

Bei einer dissoziierbaren Verbindung, bei der durch die Dissoziation ein gasförmiger Bestandteil entsteht, ist der Dissoziationsgrad abhängig von dem Druck des Gases und von der Temperatur.

Im Vakuum wird Oxyhämoglobin bei 37° C. Temperatur vollständig dissoziiert; im übrigen wächst der Gehalt einer Hämoglobinlösung an chemisch gebundenem Sauerstoff mit dem Partiardruck des Sauerstoffs, aber nicht proportional.

Aus Natriumbikarbonatlösung kann durch einfache Dissoziation nur ein Teil der Kohlensäure abgespalten werden. Im Vakuum und in den Lungen entweicht aber die Kohlensäure des Blutes nicht nur aus den sauren, sondern sogar aus den neutralen Karbonaten, weil im Blute Substanzen von

---

[1]) In einem Gasgemenge ist der Partiardruck eines der Gase der Anteil am Gesamtdruck, den das betreffende Gas für sich allein ausübt.

schwach saurem Charakter sind, die die Kohlensäure aus ihren Verbindungen mit dem Alkali austreiben. Solche Substanzen sind saure Eiweißstoffe, die teils im Serum schon vorhanden sind, teils aus den Körperchen austreten.

Der Gehalt des Blutes an Gasen ist ungefähr:

	a) Arterielles Blut:	b) Venöses Blut:
Sauerstoff . .	20 Volumprozent	12 Volumprozent
Kohlensäure .	44 „	50 „

Die Gasvolumina sind auf das Normalvolum von 0° C. Temperatur und 760 mm Quecksilbersäule Druck berechnet angegeben. Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes entspricht nahezu dem größten durch chemische Bindung möglichen. Der Kohlensäuregehalt des venösen Blutes dagegen beträgt noch nicht die Hälfte des größten durch chemische Bindung möglichen.

Stickstoff ist auch aus dem Blute in geringen Mengen (höchstens 2%) durch Auspumpen zu erhalten.

Das arterielle Blut ist hellrot, das venöse dunkelrot.

Die verschiedene Helligkeit des arteriellen und venösen Blutes ist durch den verschiedenen Sauerstoffgehalt bedingt, denn Oxyhämoglobin absorbiert weniger Licht, als reduziertes Hämoglobin. Auch künstlich läßt sich arterielles Blut durch Sauerstoffentziehung (Schütteln mit sauerstofffreien Gasen) dunkelrot machen, venöses durch Schütteln mit Sauerstoff hellrot. Bei der Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse nimmt infolge der Kohlensäureaufnahme die Konzentration des Plasma zu, weil die roten Blutkörperchen durch Wasseraufnahme aus dem Plasma quellen; auch wird durch die Massenwirkung der Kohlensäure aus dem Kochsalz Salzsäure frei gemacht, die in die Blutkörperchen übergeht, während Natriumkarbonat zurückbleibt. Bei der Arterialisierung findet der umgekehrte Vorgang statt.

Das venöse Blut findet sich in den Venen (außer Lungenvenen), dem rechten Herzen und der Lungenarterie, das arterielle Blut in den Arterien (außer Lungenarterien), dem linken Herzen und den Lungenvenen.

Die Umwandlung des venösen Blutes in das arterielle geschieht also durch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe in den Lungen: **Lungenatmung** oder äußere Atmung.

Die Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse geschieht durch Sauerstoffabgabe und Kohlensäureaufnahme in den Geweben: **Gewebeatmung** oder innere Atmung.

§ 2. Die Lungenatmung.

In den Lungen tauscht das Blut mit der atmosphärischen Luft Gase aus.

Die in die Lungen eingeatmete atmosphärische Luft enthält 21% Sauerstoff und 0,04% Kohlensäure; der Rest ist Stickstoff.

Diese Luft mischt sich in den Lungen mit der Alveolenluft, welche etwa 15% Sauerstoff und 5% Kohlensäure enthält.

Die alsdann aus den Lungen ausgeatmete Luft enthält 16 % Sauerstoff und 4 % Kohlensäure.

Mit der Alveolenluft tauscht das Blut Gase aus, die durch die Alveolen- und Kapillarwände hindurch diffundieren. Bei Gasdiffusion wandern die Gase von den Orten höheren Gasdrucks zu den Orten niedrigeren Gasdrucks.

Die den Gasaustausch vermittelnde Oberfläche der Lungenalveolen wird auf 90 m^2 geschätzt; die Schichtdicke der Alveolenwand beträgt 4 μ.

Der Gasdruck oder die Gasspannung der Blutgase wird angegeben durch den Partiardruck des betreffenden Gases im Raum über dem Blute, der nötig ist, um den Gasgehalt des Blutes konstant zu halten.

Gleichzeitige Bestimmungen des Gasdrucks in der Alveolenluft und im Blute haben ergeben, daß tatsächlich im Blute der Sauerstoffdruck kleiner, der Kohlensäuredruck größer ist, als in der Alveolenluft, so daß also Sauerstoff in das Blut, Kohlensäure aus dem Blut diffundieren muß.

Freilich liegen Angaben vor, daß manchmal im arteriellen Blute der Sauerstoffdruck größer, der Kohlensäuredruck kleiner sei, als in der Alveolenluft. Falls diese Angaben richtig sein sollten, würde der Schluß zu ziehen sein, daß das Lungenepithel sich aktiv an dem Gasaustausch beteiligt (gerade so, wie die Drüsenzellen an der Sekretion).

Der ins Blut aufgenommene Sauerstoff begünstigt die Kohlensäureabgabe, weil er die Kohlensäurespannung erhöht. Das beruht wahrscheinlich darauf, daß von den Blutkörperchen Substanzen abgegeben werden, die sauren Charakter haben.

Der niedrigste Sauerstoffdruck, bei dem die Atmung des ruhenden Körpers noch erfolgen kann, beträgt etwa die Hälfte des in der Atmosphäre bei Normalbarometerstand vorhandenen.

Der erwachsene Mensch nimmt in 24 Stunden etwa 700 g oder 500 Liter Sauerstoff auf und gibt 900 g oder 450 Liter Kohlensäure ab.

Das Verhältnis des exspirierten Kohlensäurevolums zum inspirierten Sauerstoffvolum heißt der **respiratorische Quotient;** über seine Größe unter verschiedenen Bedingungen siehe Kapitel XIII.

Außer durch die Lungen wird auch durch die Haut Kohlensäuregas, gewöhnlich nur in geringen Mengen, ausgeschieden (8 g täglich); diese Ausscheidung ist bei starker Schweißsekretion erheblich gesteigert. Auch etwas Sauerstoff wird durch die Haut aufgenommen.

§ 3. Die Gewebeatmung

besteht darin, daß vom Blut Sauerstoff an die Gewebe abgegeben, Kohlensäure aus denselben aufgenommen wird. Die Sauerstoffabgabe erfolgt, weil der Sauerstoffdruck im Blute größer ist als in den Geweben, wo er wegen des fortwährenden Sauerstoffverbrauchs sogar manchmal gleich 0 werden kann. Die Kohlensäure, die bei den Verbrennungen in den Geweben entsteht, häuft sich dort so an, daß ihr Druck dort größer ist als im Blut, und daß sie daher ins Blut übergehen muß.

Die Sauerstoffabgabe in den Geweben wird auch dadurch noch erleichtert, daß durch die Kohlensäureaufnahme der Sauerstoffdruck des Blutes erhöht wird.

Die physiologischen Verbrennungen, bei denen der Sauerstoff des Blutes verbraucht und die Kohlensäure gebildet wird, finden hauptsächlich nicht in dem Blute selbst statt, sondern in den Geweben aus folgenden Gründen:

1. Die Größe der physiologischen Verbrennungen ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Blutgehalt des Körpers. Warmblüter zeigen nach erheblichen Aderlässen keine Veränderung der Größe der Sauerstoffzehrung und Kohlensäurebildung, und bei Kaltblütern (Frosch) können sogar die physiologischen Verbrennungen weiter vor sich gehen, wenn alles Blut entzogen und verdrängt ist durch physiologische Kochsalzlösung, mit der man das Gefäßsystem gefüllt hat.

2. Würden die Verbrennungsprozesse, auf denen die Tätigkeit der Muskeln beruht, in dem Kapillarblut der Muskeln stattfinden, so müßte die Muskelfaser ihre Arbeit leisten, indem sie die Wärme, die ihr aus dem Blute zugeführt würde, in mechanische Arbeit verwandelte. Durch Erwärmen der Muskelfasern kann man aber nicht so kräftige Kontraktionen erzielen, wie bei der physiologischen Erregung, wenn man nicht Temperaturen anwendet, die das Leben der Muskelfasern vernichten (siehe Kapitel XV). Ueberdies lassen sich Muskeln, aus deren Gefäßen das Blut mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespült ist, ja sogar isolierte Muskelfasern durch Erregung zur Kontraktion bringen.

Kapitel VI. **Atembewegungen.**

Die Atembewegungen haben den Zweck, durch abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Lungen Luft in die Lungenalveolen einzusaugen und nach dem Gasaustausch mit dem Lungenkapillarblut wieder auszustoßen.

§ 1. Die Gestaltveränderung der Brusthöhle und der Lungen.

Die Atembewegungen bestehen in abwechselnder Erweiterung (Inspiration) und Wiederverengerung (Exspiration) der Brusthöhle in allen Richtungen.

1. Die Erweiterung der Brusthöhle in der Längsrichtung geschieht durch Kontraktion des Zwerchfells, das nach unten rückt durch Abflachung seiner Wölbung. An dieser Abwärtsbewegung beteiligen sich hauptsächlich die muskulären Teile, weniger die sehnige Kuppe des Zwerchfells. Die peripheren Teile des Zwerchfells, die in Exspirationsstellung der Brustwand anliegen, ziehen sich bei Inspiration von der Wand weg. Bei der Exspiration drängen die Baucheingeweide das Zwerchfell wieder in die Brusthöhle zurück.

2. Die Erweiterung der Brusthöhle in den queren Richtungen geschieht durch die Erhebung der Rippen.

Jede Rippe ist gelenkig verbunden mit der Wirbelsäule an zwei Stellen:

1. durch ihr Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern,
2. durch ihr Tuberculum mit dem Querfortsatze eines Wirbels.

Die Achse, um die sich die Rippe dreht, geht durch ihren Hals, also ungefähr horizontal von vorne innen nach hinten außen.

Die Rippen sind nach vorne abwärts geneigt. Durch ihre Erhebung wird der Grad dieser Neigung vermindert. Dabei wird der Querschnitt der Brusthöhle sowohl in sagittaler als in frontaler Richtung vergrößert, weil der horizontale Abstand des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule zunimmt, und weil die Seitenteile der Rippe weiter nach außen rücken. Zugleich mit den Rippen wird das Brustbein gehoben und vorwärts bewegt. Die Erhebung der Rippen und des Brustbeins ist verbunden mit Verbiegungen der Rippenknorpel. Dabei wird der nach oben konkave Winkel, den die Rippenknorpel bilden, vergrößert.

Die Rippenhebung bei ruhiger Atmung geschieht durch die Musculi intercostales externi und intercartilaginei.

Die Fasern der Intercostales externi verlaufen zwischen je zwei Rippen von oben hinten nach unten vorn. Die Kontraktion der Fasern bewirkt Hebung beider Rippen, weil dadurch die untere von den beiden Rippen an einem längeren Hebelarm mit gleicher Kraft aufwärts, wie die obere abwärts gezogen wird, und weil die Befestigung der Rippen am Brustbein zur Folge hat, daß beide Rippen gleichzeitig entweder gehoben oder gesenkt, nicht aber gegeneinander bewegt werden können.

Die Fasern der Intercartilaginei gehen in der Richtung von oben innen nach unten außen zwischen zwei in demselben Sinne wie die Fasern ge-

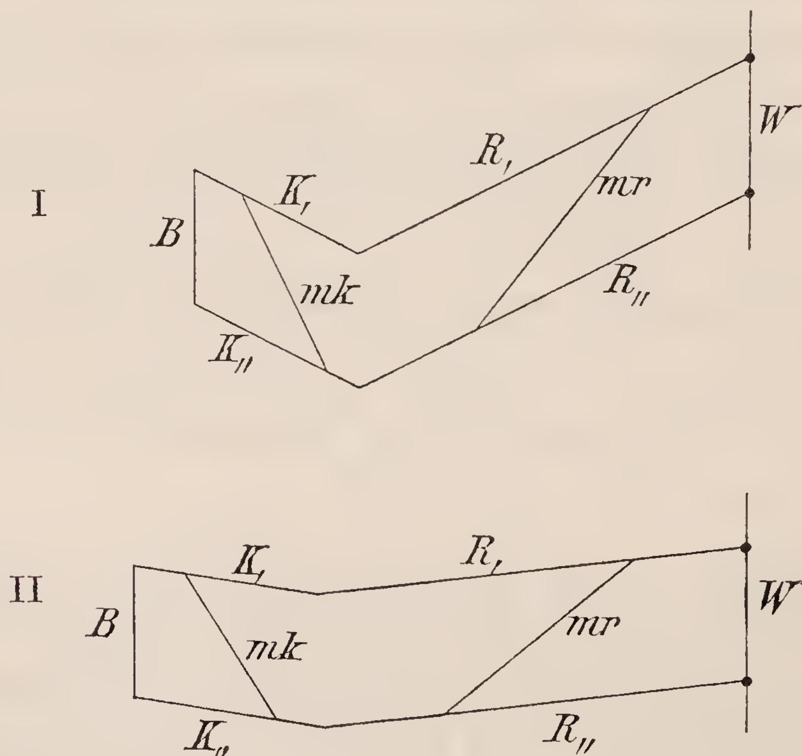


Fig. 4.

neigten Rippenknorpeln. Auch hier nähern sich die Insertionspunkte einer Faser nur bei gleichzeitiger Hebung beider Knorpel. Die Intercartilaginei wirken aber bloß an den unteren Rippenknorpeln in dieser Weise.

In der schematischen Darstellung Fig. 4 bedeute W die Wirbelsäule, B das Brustbein, R, und R,, zwei Rippen mit der Faser m r des Intercostalis externus, K, und K,, zwei Knorpel mit der Faser m k des Intercartilagineus. I ist die Stellung in Exspiration, II in Inspiration. Man sieht, daß m r und m k in II kürzer sind als in I.

Bei angestrengter Inspiration beteiligen sich noch an der Rippenhebung:

1. Muskeln, die von der Wirbelsäule und dem Schädel ausgehen und den Brustkorb heben: Scaleni, Serratus posticus superior, Sternocleidomastoideus.
2. Muskeln, die von der Wirbelsäule und dem Schädel zum Schultergürtel gehen, diesen heben und so den Brustkorb entlasten: Oberer Teil des Trapezius, Rhomboideus major und minor, Levator anguli scapulae.
3. Muskeln, die vom Schultergürtel ausgehen, und, wenn dieser fixiert ist, den Brustkorb heben: Pectoralis major und minor, Serratus anticus major, Subclavius.

Bei angestrengter Inspiration kontrahieren sich auch die Levatores alae nasi, die die Nasenöffnung erweitern, und die Cricoarytaenoidei postici, die die Stimmritze erweitern; auch wird der Kehlkopf gesenkt.

Die exspiratorische Rippensenkung erfolgt gewöhnlich nur dadurch, daß der Brustkorb durch die Schwerkraft und die Elastizität der verbogenen Rippenknorpel herabgezogen wird. Bei stärkerer Exspiration beteiligen sich auch die Musculi intercostales interni, deren Fasern sich mit denen der Externi kreuzen und daher diesen entgegengesetzt wirken.

Bei sehr angestrengter Exspiration beteiligen sich an der Rippensenkung: Serratus posticus inferior, Latissimus dorsi; ferner die Bauchdeckenmuskeln und der Quadratus lumborum, die nicht nur die Rippen senken, sondern zugleich durch Druck auf die Baucheingeweide die Emporwölbung des Zwerchfells begünstigen.

Der Mann atmet vorwiegend mit dem unteren Teile des Brustkorbs, die Frau vorwiegend mit dem oberen.

Bei der ruhigen Einatmung des Mannes entfallen etwa $^2/_3$ der Thoraxerweiterung auf die Rippenhebung, $^1/_3$ auf die Zwerchfellsenkung.

Bei geringer Füllung des Darmes mit Speise, Kot oder Darmgasen sinkt der intraabdominale Druck etwas bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Bei starker Füllung des Darms steigt der intraabdominale Druck bei der Inspiration und nimmt ab bei der Exspiration.

Die Lungen sind zwei Säcke mit dehnbarer, elastischer Wand, die in die Brusthöhle luftdicht eingesetzt sind, so daß ihre Außenfläche (Pleura pulmonalis) überall der Innenfläche der Brusthöhlenwand (Pleura costalis) anliegt, ohne mit ihr verwachsen zu sein. Die innere Lungenoberfläche ist sehr vergrößert durch dünne, häutige Vorsprünge, die Alveolenwände. Der Innenraum der Lungensäcke steht durch die Luftwege (Bronchien, Luftröhre, Rachen, Nase oder Mund) in Verbindung mit der atmosphärischen Luft.

Der atmosphärische Luftdruck wirkt demnach auf die Innen-

fläche der Luftsäcke und hält die Außenfläche der dehnbaren Lungenwand gegen die Thoraxwand angedrückt. Bei Thoraxerweiterung dehnt der Luftdruck die Lungensäcke und erweitert sie.

Schon in der Exspirationsstellung des Thorax sind die Lungenwände gedehnt. Oeffnet man an einer Leiche die Thoraxwand von außen, so daß Luft zwischen die Pleuren eindringen kann, so ziehen sich die Lungen von der Thoraxwand zurück. Verbindet man vor der Eröffnung des Thorax die Luftröhre luftdicht mit einem Manometer, so gibt dasselbe nach Eröffnung des Thorax den Druck an, der durch die Spannung der Lungenwand bewirkt ist. Der intrapleurale Druck ist dementsprechend auch schon bei Exspirationsstellung negativ; er beträgt — 5 mm Quecksilbersäule. Bei gewöhnlicher Inspiration geht dieser Druck auf etwa — 9 mm herab, bei angestrengter Inspiration auf — 40 mm.

§ 2. Die respiratorischen Druckänderungen der Lungenluft und die Atemgröße.

Bei der inspiratorischen Erweiterung der Lungen sinkt der Druck im Lungenluftraum, bei der exspiratorischen Verengerung steigt er. Die inspiratorische Druckverminderung hat zur Folge, daß Luft von außen eingesaugt wird, die exspiratorische Drucksteigerung bewirkt, daß Luft nach außen ausgepreßt wird. Die respiratorischen Druckänderungen betragen in beiden Fällen bei ruhiger Atmung 1—3 mm Quecksilbersäule; bei angestrengter Atmung werden die Druckschwankungen größer.

Die Atemgröße wird bestimmt, indem man die eingeatmete Luft in ein zur Messung von Luftvolumina eingerichtetes Gasometer (Spirometer) ausatmet, oder die einzuatmende oder ausgeatmete Luft durch Gasuhren streichen läßt.

Ein Teil der eingeatmeten Luft kommt bei dem Gasaustausch in den Lungen nicht zur Verwertung, weil er nicht in die Alveolen gelangt, sondern in den Luftwegen (Trachea, Bronchien, Nase) bleibt. Die Größe dieses „schädlichen Raumes“ beträgt 100—150 cm^3.

Respirationsluft heißt die bei ruhiger Atmung ein- resp. ausgeatmete Luft: sie beträgt beim erwachsenen Manne im Mittel 500 cm^3.

Komplementärluft heißt die Luft, die von einer gewöhnlichen Inspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Inspiration eingeatmet werden kann; sie beträgt etwa 2500 cm^3.

Reserveluft heißt die Luft, die von einer gewöhnlichen Exspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Exspiration ausgeatmet werden kann; sie beträgt etwa 1500 cm^3.

Diese Luftvolumina zusammen bilden die vitale Kapazität, 4500 cm^3 beim erwachsenen Manne von etwa 1,7 m Körperlänge, d. i. das größtmögliche ein- und auszuatmende Luftvolum.

Residualluft heißt die Luft, die nach tiefster Exspiration noch in der Lunge zurückbleibt; sie beträgt etwa 1200 cm^3.

Bei gewöhnlicher Atmung enthalten die Lungen also auch noch in der Exspirationsstellung 2700 cm^3 Luft, mit der sich die Respirationsluft mischt. Reine atmosphärische Luft ist daher niemals in den Lungen vorhanden.

Ventilationsgröße nennt man das Verhältnis des in die Lungen eingeatmeten Luftvolums zu dem gesamten Luftgehalt der Lungen. Bei gewöhnlicher Atmung beträgt die Ventilationsgröße $^1/_6$—$^1/_7$, bei tiefster Atmung $^4/_5$.

Die Geschwindigkeit, mit der die Luft durch die Stimmritze bei ruhiger Atmung strömt, beträgt etwa 2,5 m in 1 Sek.; sie kann bei starken Exspirationsstößen (Husten) bis auf 100 m in 1 Sek. steigen.

Die eingeatmete Luft wird auf ihrem Wege zu den Lungen durch Wärmeabgabe und Wasserverdunstung von den Schleimhäuten auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasserdampf gesättigt, so daß die ausgeatmete Luft körperwarm und mit Wasserdampf gesättigt austritt.

Staub, der mit der eingeatmeten Luft in die Luftwege gelangt, wird durch die Flimmerbewegungen des Schleimhautepithels der Luftwege wieder herausbefördert.

Atmungsgeräusche. Durch die Luftbewegung bei der Atmung entstehen Geräusche, die man an der Brustwand hört. Ueber der Luftröhre und den großen Bronchien hört man ein dem „ch“ ähnliches blasendes Geräusch („bronchiales“ Atmen) sowohl bei Inspiration als bei Exspiration. Ueber dem Lungengewebe hört man ein schlürfendes Geräusch („vesikuläres“ Atmen), bei der Inspiration stark, bei der Exspiration schwach.

§ 3. Frequenz und Rhythmus der Atembewegungen, Innervation der Atemmuskeln.

Der Erwachsene führt normal etwa 18 Atemzüge in der Minute aus, das Kind mehr (im ersten Lebensjahr im Mittel 44).

Die Atembewegungen erfolgen so, daß auf eine Inspiration sofort die nächste Exspiration folgt. Die Dauer der Inspiration verhält sich zu der der Exspiration wie etwa 6 : 7. Zwischen dem Ende der Exspiration und dem Beginn der nächsten Inspiration liegt in der Regel eine kleine Atempause.

Die motorischen Nerven für die Atemmuskeln verlassen das Rückenmark in den vorderen Wurzeln des Hals- und Brustteils. Es sind das der Phrenicus für das Zwerchfell und die Nervi intercostales für die Interkostalmuskeln.

Das Atemzentrum liegt in der Formatio reticularis des verlängerten Marks zu beiden Seiten der unteren Spitze der Rautengrube. Zerstörung dieser Stelle hat plötzlichen Tod wegen Atmungsstillstand zur Folge (daher wird die Stelle Lebensknoten genannt).

Das Zentrum besteht aus Inspirations- und Exspirationszentrum, die abwechselnd erregt werden; es ist doppelseitig; die Zentren auf beiden Seiten sind aber durch Kommissurenfasern so verbunden, daß sie immer gleichzeitig erregt werden.

Die zentrifugalen Nervenbahnen vom Atemzentrum zu den motorischen Ursprungskernen der Atemnerven verlaufen teils gleichseitig, teils gekreuzt, hauptsächlich in den Seitensträngen (Respirationsbündel), weniger in den Vordersträngen des Rückenmarks.

Die Erregung des Atemzentrums kann direkt und indirekt erfolgen.

1. Direkte Erregung: Die Atembewegungen erfolgen in der Norm unwillkürlich, weil das Atemzentrum fortwährend direkt erregt wird. Seine Erregung ist automatisch, nicht reflektorisch, weil das Zentrum auch nach Durchschneidung aller zentripetalen Nerven, die Erregungen zuleiten könnten, seine Tätigkeit beibehält.

Der normale Atemreiz ist Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute.

Bei der gewöhnlichen ruhigen Atmung, der **Eupnoë**, dient die Kohlensäure allein als Atemreiz. Sauerstoffmangel wirkt erst, wenn er hochgradig wird.

Der Sauerstoffmangel wirkt wahrscheinlich nicht direkt erregend, sondern durch Vermittlung von sauren Stoffwechselprodukten, die sich bei Sauerstoffmangel bilden und als Atemreize dienen.

Auch im tätigen Muskel sollen sich infolge des lokalen Sauerstoffmangels solche Stoffe bilden, die ins Blut gelangen und das Atemzentrum erregen.

Wird das Blut durch einige tiefe Atemzüge stark ausgelüftet, so enthält es so wenig Kohlensäure, daß das Atemzentrum nicht erregt wird. Es tritt Atemruhe, **Apnoë**, ein.

Diese Atemruhe beruht allerdings zum Teil auch auf der Nachwirkung der durch die Lungenaufblähungen bewirkten Erregung zentripetaler atemhemmender Vagusfasern (siehe S. 67), denn sie ist nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung schwieriger zu erhalten. Man unterscheidet daher die auf Blutauslüftung beruhende Apnoëa vera von der durch Vaguswirkung bedingten Apnoëa vagi.

Der Fötus im Mutterleibe befindet sich ganz oder nahezu in Apnoë, weil sein Blut einen genügenden Gasaustausch in der Placenta erfährt, und weil das Atemzentrum des Fötus weniger erregbar ist, als das des Erwachsenen. Wird beim Fötus die Zirkulation in der Nabelschnur etwa durch Kompression derselben oder der Gasaustausch in der Placenta durch vorzeitige Lösung der Placenta verhindert, so tritt Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im fötalen Blute ein, die zu vorzeitigen Atembewegungen vor der Geburt führen können. Schwache Atembewegungen zeigt der Fötus allerdings auch schon in der Norm gegen Ende der Schwangerschaft.

Wird durch mangelhafte Auslüftung das arterielle Blut kohlensäurereicher und sauerstoffärmer als in der Norm, so wird die Er-

regung des Zentrums verstärkt, die Atemzüge werden tiefer und oft auch häufiger: **Dyspnoë**, Atemnot. Starke anhaltende Kohlensäureüberladung und Sauerstoffmangel führen schließlich zum Tode durch Lähmung des Atemzentrums: Erstickung, **Asphyxie.**

Die Erregung des Atemzentrums durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel ist zweckmäßig, weil so die Stärke der Atembewegungen dem Atembedürfnis des Organismus angepaßt wird.

Temperaturerhöhung verstärkt die Erregung des Atemzentrums: Wärmedyspnoë (z. B. im Fieber).

2. Indirekte Erregung des Atemzentrums kommt zustande dadurch, daß dem Zentrum Reize auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Vom Großhirn aus durch psychische Einflüsse können Zahl, Tiefe und Rhythmus der Atemzüge verändert werden. Einerseits können wir willkürlich bis zu einem gewissen Grade die Atmung beeinflussen, anderseits wird die Atmung unwillkürlich beeinflußt im Affekt (Schreck, Zorn usw.).

Ein Hemmungszentrum für die Erregung des Atemzentrums soll in der Vierhügelgegend liegen.

b) Reflektorische Veränderungen der Atmung sind z. B. die Exspirationsstöße, die Niesen und Husten heißen und ausgelöst werden, wenn die sensiblen Nerven in der Schleimhaut der Nase (Trigeminus) und des Kehlkopfes (Laryngeus superior) gereizt werden. Außerdem wird durch zahlreiche andere sensible Reize die Atmung reflektorisch beeinflußt.

Die bemerkenswertesten Atemreflexe werden durch zentripetale, in den Lungen endigende **Vagusfasern** vermittelt. Es gibt zweierlei Arten solcher Vagusfasern, nämlich:

1. Inspirationhemmende oder exspiratorisch wirksame Vagusfasern, deren Endigungen in den Lungen mechanisch gereizt werden durch die Dehnung, die die Lungenwand bei der Inspiration erleidet, und die den Zweck haben, die Inspiration abzukürzen, sobald die für die Einatmung notwendige Lungenerweiterung erreicht ist. Der Nachweis solcher Fasern ergibt sich aus folgenden Tatsachen:

a) Nach doppelseitiger Vagusausschaltung sind die Inspirationen vertieft und verlängert.

b) Bläht man bei einem Tiere die Lungen künstlich durch Einblasen von Luft stark auf und hält sie aufgeblasen, so werden die exspiratorisch wirksamen Vagusfasern dadurch so stark gereizt, daß es zu einem längeren Atemstillstand in Ruhestellung der Inspirationsmuskeln kommt.

2. Exspirationhemmende oder inspiratorisch wirksame Vagusfasern, deren Endigungen in den Lungen mechanisch gereizt werden durch Zusammenziehen der Lungenwand. Sie werden allerdings noch nicht bei gewöhnlicher Exspiration erregt, sondern erst bei starker Zusammenziehung der Lungen, wie sie durch kräftige aktive Exspiration hervorgebracht wird. Durch die Erregung dieser Fasern werden die Exspirationsmuskeln in analoger Weise vor unnötiger Anstrengung geschützt, wie durch die Erregung der inspirationhemmenden Fasern die Inspirationsmuskeln geschützt werden.

Bei künstlicher Reizung des zentralen Stumpfes eines durchschnittenen Vagus erhält man keine konstanten Versuchsergebnisse, weil dadurch die beiden entgegengesetzt wirkenden Faserarten gleichzeitig gereizt werden, und manchmal die Wirkung der einen, manchmal die der anderen überwiegt.

Ueber die Funktion der vom Vagus innervierten Bronchialmuskeln ist noch nichts Sicheres auszusagen.

Kapitel VII. **Nahrung.**

§ 1. Nahrungsstoffe.

Nahrungsstoffe sind die Stoffe, die der Organismus aufnehmen muß, um seine durch die Lebensprozesse verbrauchten Bestandteile zu ersetzen. Beim heranwachsenden Organismus dienen die Nahrungsstoffe auch zum Wachstum.

Die Nahrungsstoffe werden eingeteilt in:

1. Anorganische, d. s. Nahrungsstoffe, die dem Organismus keine zu seinen Leistungen verwertbare Energie zuführen (Wasser, Salze).

2. Organische, d. s. energiereiche Substanzen, die bei ihrer physiologischen Verbrennung dem Organismus die Energie zu seinen Leistungen liefern, und zwar:

a) stickstoffhaltige: Eiweiß;

b) stickstofffreie: Kohlehydrate und Fette.

Die energieliefernden Nahrungsstoffe pflegt man auch Nahrungsstoffe in engerem Sinne zu nennen.

Zu den energieliefernden Nahrungsstoffen gehört streng genommen auch der eingeatmete Sauerstoff, weil durch die chemische Vereinigung der genannnten energieliefernden Stoffe mit dem Sauerstoff chemische Energie frei wird.

Das eingeführte **Wasser** dient zum Ersatz des durch die Sekrete, den Kot und die Exspirationsluft ausgeschiedenen Wassers. Die Größe des Wasserbedarfs richtet sich nach der Größe dieser Wasserabgabe. Das im Körper selbst durch Verbrennung der wasserstoffhaltigen organischen Substanzen entstehende Wasser (etwa

350 cm³ in 24 Stunden) kann nur einen kleinen Teil dieses Wasserverlustes decken, da der erwachsene Mann täglich 2—2,5 Liter Wasser bedarf.

Die zur Ernährung nötigen **Salze** ersetzen zum Teil die aus den Gewebeflüssigkeiten durch die Ausscheidungsorgane entfernten Salze; zum Teil aber beteiligen sie sich auch am Aufbau gewisser organischer Substanzen (z. B. Hämoglobin). Zu den Nährsalzen gehören:

Alkaliphosphate sind beteiligt beim Aufbau der Gewebe. Nur bei Gegenwart von Kaliumphosphat kann sich die Zellsubstanz regenerieren.

Calcium- und Magnesiumphosphat dienen hauptsächlich zum Aufbau des Skeletts.

Eisensalze dienen zur Bildung des roten Blutfarbstoffs.

Der Bedarf an Eisen scheint allerdings in der Regel durch organisch gebundenes Eisen (eisenhaltige Nucleoproteïde), das zusammen mit den anderen Nahrungsstoffen in den Nahrungsmitteln vorkommt, so vollständig gedeckt zu werden, daß daneben Eisensalze nicht mehr eingeführt zu werden brauchen.

Die bisher genannten Nährsalze sind schon in den gewöhnlich aufgenommenen Nahrungsmitteln in hinreichender Menge enthalten, so daß sie der Nahrung nicht besonders zugesetzt werden müssen. Anders verhält sich in dieser Hinsicht das

Kochsalz, das nicht nur zum Ersatz des aus den Körperflüssigkeiten an die Sekrete abgegebenen Kochsalzes dient, sondern zugleich ein Genußmittel (siehe S. 75) ist, und deshalb in größerer Menge aufgenommen wird, als dem eigentlichen Kochsalzbedarf entspricht. Kochsalz wird der Nahrung zugesetzt. Die durchschnittliche Kochsalzzufuhr für einen erwachsenen Mann beträgt etwa 17 g, der eigentliche Kochsalzbedarf dagegen nur etwa 2 g täglich.

Das Bedürfnis der Kochsalzaufnahme ist bei Völkerschaften, die nur vegetabilische Kost verzehren (Neger), größer, als bei Fleisch essenden Völkern (Samojeden, Tungusen). Die Ursache dieser Erscheinung wird darin gesucht, daß die Vegetabilien wenig Kochsalz und viel Kalisalze enthalten. Das kohlensaure Kalium geht im Körper mit dem Chlornatrium eine Umsetzung ein, so daß Natriumkarbonat und Chlorkalium entsteht. Das Blut entledigt sich des Ueberschusses an diesen Salzen durch die Nieren. So würde durch die Kalisalze die Ausfuhr von Chlor und Natrium gesteigert werden, und es müßte in der Nahrung mehr Chlor und Natrium aufgenommen werden.

Die Nährsalze ersetzen nicht nur die gleichartigen Salze des Körpers, sondern sie dienen auch zur Bildung anderer im Organismus vorhandener Salze, die nicht als solche in der Nahrung aufgenommen werden (z. B. der Alkalikarbonate).

Anhaltender Mangel an Salzen in der Nahrung (Salzhunger) bei sonst ausreichender Ernährung bewirkt nach einiger Zeit den Tod.

Von den organischen Nahrungsstoffen dient das **Eiweiß** zum Ersatz des bei den Lebensprozessen zerstörten Organeiweiß. Es gibt keine andere stickstoffhaltige Verbindung, die, dem Körper zugeführt, ihn auf seinem Eiweißbestand zu erhalten vermag, außer Eiweiß selbst. Das Eiweiß ist daher die zur Gewebebildung unbedingt notwendige Substanz. Aber nicht alle Eiweißstoffe sind dazu geeignet, denn die Albuminoide (Leim) können nicht als Gewebebildner das Eiweiß ersetzen (siehe S. 27). Im übrigen scheinen die verschiedenen anderen Eiweißstoffe (Proteïne, Proteïde, Proteosen), sofern sie alle die dem menschlichen Eiweiß zukommenden Aminosäuren in hinreichender Menge besitzen, für den Ersatz des Körpereiweiß bei der Ernährung alle gleichwertig zu sein. Jedenfalls ist es nicht notwendig, daß dieselben Eiweißarten, die sich im Körper finden, auch in der Nahrung zugeführt werden; der Körper vermag vielmehr das ihm arteigene Eiweiß aus artfremdem Eiweiß der Nahrung zu bilden; er braucht von letzterem allerdings mehr zur Ernährung als von ersterem.

Das Eiweiß enthält sämtliche, zum Ersatz der brennbaren Substanzen des Körpers nötigen Elemente, Fette und Kohlehydrate nur einen Teil, nämlich nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Deshalb muß das Eiweiß allein auch genügen, den Gesamtbedarf des Körpers an brennbaren Nahrungsstoffen zu decken. Tatsächlich kann man die Fleischfresser mit Eiweiß allein ernähren. Der Mensch und die Pflanzenfresser lassen sich jedoch nicht auf die Dauer nur mit Eiweiß ernähren, weil sie so viel Eiweiß, wie dem Nahrungsbedürfnis entspricht, nicht verdauen können.

Die **Fette** und **Kohlehydrate** dienen als Brennmaterial, das dem Körper Energie zur Wärmebildung und Arbeitsleistung liefert. Die gleiche Bedeutung kommt im Stoffwechsel auch dem L e i m zu.

Man hat wohl angenommen, daß das Fett vorwiegend der Wärmebildung, die Kohlehydrate der Arbeitsleistung dienen, doch besteht in dieser Hinsicht wohl kein durchgreifender Unterschied zwischen beiden. Ein Ueberschuß an Kohlehydraten in der Nahrung wird im Organismus zu Fett verwandelt, und als solches zur Reserve abgelagert.

Da die Ernährung mit Eiweiß allein wenigstens theoretisch möglich ist, so kann man die Größe des **Nahrungsbedürfnisses** an energieliefernden Nahrungsstoffen angeben durch die zur Ernährung nötige Menge Eiweiß. Für einen Mann von 70 kg Gewicht müßte diese Menge täglich etwa 700 g betragen.

Ein Teil dieses Nahrungsbedürfnisses muß durch Eiweiß gedeckt werden. Dieser Teil heißt **unentbehrliches Eiweiß;** er beträgt etwa 70 g täglich.

Man hat wohl beobachtet, daß der Körper mit viel weniger Eiweiß auskam (40 g täglich), indes erstreckten sich solche Versuche nur über sehr kurze Zeit, so daß es doch fraglich ist, ob der Körper auf die Dauer mit so wenig Eiweiß auskommen würde.

Der nach Abzug des unentbehrlichen Eiweiß verbleibende Rest des Nahrungsbedürfnisses kann durch Eiweiß, Leim, Fett oder Kohlehydrate oder Mischungen aus diesen Stoffen gedeckt werden. Das Verhältnis, in dem sich die Nahrungsstoffe hier gegenseitig vertreten können, entspricht dem Gesetze der Isodynamie, welches aussagt, daß solche Mengen der verschiedenen brennbaren Nahrungsstoffe als gleichwertig zu erachten sind, die bei ihrer physiologischen Verbrennung gleiche Energiemengen liefern (siehe Kapitel XIV). In dieser Hinsicht sind an Energiemenge gleich zu setzen:

2,3 g Eiweiß (Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrat.

Vor einer übertrieben schematischen Anwendung des Gesetzes der Isodynamie in der praktischen Ernährungslehre muß freilich gewarnt werden, da das Eiweiß sich doch in mancher Hinsicht im Stoffwechsel anders verhält, als Fett und Kohlehydrate (siehe Kapitel XIII).

Das zweckmäßigste tägliche Kostmaß fordert für:

den ruhenden Mann:	100 g Eiweiß,	60 g Fett,	400 g Kohlehydrat
die ruhende Frau:	90 g „	40 g „	350 g „
den arbeitenden Mann:	130 g „	100 g „	500 g „

Bei alten Leuten und bei Kindern ist das absolute Nahrungsbedürfnis geringer. Berechnet man dagegen das Nahrungsbedürfnis für 1 kg Körpergewicht, so ergeben sich für Kinder größere Zahlen als für Erwachsene, erstens weil dem wachsenden Organismus relativ mehr Nahrung zugeführt werden muß, als dem erwachsenen, zweitens weil der Stoffverbrauch bei Kindern relativ größer ist, als bei Erwachsenen; letzteres ist hauptsächlich dadurch bedingt, daß die wärmeabgebende Körperoberfläche im Verhältnis zur wärmeproduzierenden Körpermasse bei Kindern größer ist (siehe Kapitel XIV).

Es ergibt sich für 1 kg des Körpers ungefähr durchschnittlich:

im 4. Jahre:	3,7 g Eiweiß,	3,0 g Fett,	10,0 g Kohlehydrat
im 12. Jahre:	2,8 g „	1,5 g „	9,0 g „
bei Erwachsenen:	1,5 g „	0,8 g „	7,0 g „

Einige andere organische Stoffe (z. B. Pflanzensäuren, viele Alkohole werden, wenn sie dem Körper einverleibt werden, ebenfalls in zweckmäßiger Weise verbrannt und sind deshalb auch als energieliefernde Nahrungsstoffe anzusehen, wenn ihre Einfuhr in den Körper auch nicht notwendig ist. Was speziell den **Aethylalkohol** anlangt, so wird dessen Bedeutung als

Nahrungsstoff dadurch beeinträchtigt, daß er ein Gift ist und bei häufigem Genuß krankhafte Veränderungen fast aller Organe bewirkt.

§ 2. Nahrungsmittel.

Die Nahrungsmittel sind die von der Natur uns gebotenen Gemische von Nahrungsstoffen. Sie werden eingeteilt in

1. Nahrungsmittel aus dem Tierreich;
2. Nahrungsmittel aus dem Pflanzenreich.

An energieliefernden Nahrungsstoffen enthalten die wichtigsten Arten von Nahrungsmitteln ungefähr folgende Mengen, in Prozenten angegeben:

Nahrungsmittel	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate
Animalische Nahrungsmittel:			
Mageres Fleisch	20	2	1
Fettes Fleisch	15	37	1
Frauenmilch	2	4	6
Kuhmilch	3	4	5
Ei	13	12	—
Vegetabilische Nahrungsmittel:			
Hülsenfrüchte	24	2	52
Getreidemehl	11	1	70
Brot	8	1	52
Kartoffel	2	—	20
Kohl	2	—	7
Obst	1	—	10

Außerdem enthalten alle diese Nahrungsmittel noch kleine Mengen Salze (meist etwa 1%), sowie viel Wasser.

Die pflanzlichen Nahrungsmittel enthalten auch noch alle einige Prozent **Cellulose.**

Im allgemeinen enthalten die animalischen Nahrungsmittel vorwiegend Eiweiß und Fett. Mageres Fleisch besteht fast nur aus Eiweiß und kann daher praktisch als reine Eiweißnahrung angesehen werden. Butter ist fast reines Fett. Unter den animalischen Nahrungsmitteln kommt eine nennenswerte Menge Kohlehydrat nur der Milch (Milchzucker) und der Leber (Leberglykogen) zu.

Die Vegetabilien enthalten dagegen vorwiegend Kohlehydrate, aber meistens wenig oder gar kein Fett. Eiweiß kommt in allen Vegetabilien vor, in den Leguminosen sogar in beträchtlichen Mengen.

Im einzelnen ist über die Nahrungsmittel noch folgendes zu sagen:

Fleisch nennt man die Muskeln. Diese bestehen aus den eigentlichen Muskelfasern und dem Bindegewebe; erstere enthalten echte Eiweißstoffe

letzteres leimgebende Substanz. Je nach dem Verhältnis der Menge der Fasern und des Bindegewebes richtet sich der wirkliche Eiweißwert des Fleisches.

Der Fettgehalt des Fleisches ist je nach dem Grade der Mästung sehr verschieden.

Die Art der Zubereitung des Fleisches (Kochen, Braten etc.) ist für die Bedeutung des Fleisches als Nahrungsmittel gleichgültig. Auch das gekochte Fleisch (Suppenfleisch) hat noch fast denselben Nährwert wie das rohe oder gebratene, es ist nur weniger schmackhaft, weil ihm die geschmackverleihenden Extraktivstoffe entzogen sind. Der Fleischbrühe kommen (abgesehen von den auf ihr schwimmenden Fettaugen und etwas Leim) keine energieliefernden Nahrungsstoffe zu; man darf sie daher nicht „Kraftbrühe" nennen. Sie enthält aber außer den Salzen (Kaliumphosphat) die Extraktivstoffe (Kreatin, Xanthin u. a.), die ihr den angenehmen Geschmack und die anregende Wirkung verleihen. Sie ist nur Genußmittel.

Außer Muskelfleisch werden auch andere tierische Organe genossen, sie enthalten auch hauptsächlich Eiweiß und Leim.

Die **Frauenmilch** enthält mehr Zucker, aber weniger Eiweiß und weniger Salze als die **Kuhmilch.** Um die Kuhmilch der Frauenmilch ähnlich zu machen — was für die Säuglingsernährung erforderlich ist — wird Wasser, Milchzucker und Rahm zugesetzt.

Das Eiweiß der Milch ist vorwiegend Kaseïn. Das Kaseïn der Kuhmilch gerinnt durch Lab in gröberen, derberen, den Verdauungssäften weniger leicht zugängigen Flocken, während das der Frauenmilch feinflockig ausfällt. Die Verschiedenheit der Fällung ist nicht etwa durch die chemischen Verschiedenheiten der Kaseïne bedingt, sondern durch einen größeren Gehalt der Kuhmilch an Kalksalzen.

Aus den Kalksalzen der Milch wird das Skelett des wachsenden Organismus aufgebaut.

Der beim Stehen der Milch nach oben steigende oder auch durch Zentrifugieren zu erhaltende Rahm (Fettkügelchen) liefert die **Butter;** die Aufbutterung geschieht durch Schlagen des Rahms, wobei die um die Fettkügelchen befindlichen Kaseïnhüllen gesprengt werden, so daß die Fettkügelchen zusammenfließen können. Ungesalzene Butter besteht hauptsächlich aus Fett (90%, Glyceride vorwiegend der Oel-, Palmitin-, Stearinsäure, in geringer Menge auch der Butter-, Kapron- und Kaprylsäure); sie enthält 8% Wasser und 2% Kaseïn, Milchzucker und Salze. Die bei der Buttergewinnung zurückbleibende Magermilch oder Buttermilch ist noch ein gutes Nahrungsmittel, weil sie noch das Eiweiß (3—4%) und den Zucker (5%) enthält.

Wird Milch durch Lab zur Gerinnung gebracht, so entsteht der **Käse** (Kaseïngerinnsel), die zurückbleibende Milchflüssigkeit heißt Molke. Der Käse schließt mitgerissene Fettkügelchen ein; er macht, nachdem die Molke ausgepreßt ist, einen fäulnisartigen Prozeß durch: das „Reifen" des Käses. Dabei wird das Eiweiß teils peptonisiert, teils in Aminosäuren zersetzt; daneben werden Fettsäuren frei. Käse ist ein gutes Nahrungsmittel, weil er viel Eiweiß und Fett enthält. Der Fettkäse enthält 25% Eiweiß und 30% Fett, der Magerkäse 34% Eiweiß und 11% Fett.

Eierweiß enthält nur Eiweiß; Eigelb enthält außer Eiweiß (Vitellin) hauptsächlich Fett, Lecithin und Cholesterin.

Die Vegetabilien enthalten alle eine Substanz, die in den animalischen Nahrungsmitteln nicht vorkommt, das ist die Holzfaser oder **Cellulose**. Diese wird im menschlichen Darm schwer oder

gar nicht verdaut. Sie regt aber die peristaltischen Bewegungen des Darms an, wahrscheinlich durch mechanische Reizung der Darmmuskulatur; daher kommt es, daß Vegetabilien schneller durch den Darm hindurch bewegt werden als animalische Nahrungsmittel. In Cellulosehüllen sind die eigentlichen Nahrungsstoffe der Vegetabilien eingehüllt und daher den Verdauungssäften nicht direkt zugängig. Durch die Zubereitung der pflanzlichen Nahrung (Mahlen, Kochen, Backen) werden die Cellulosekapseln gesprengt, und so die Nahrungsstoffe den Verdauungssäften besser zugängig gemacht.

Das pflanzliche Eiweiß ist dem tierischen hinsichtlich seiner Bedeutung als Nahrungsstoff vollständig gleichwertig. Die Kohlehydrate sind in den Vegetabilien meistens als Stärke, weniger als Zucker (Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker, Malzzucker) vorhanden. Durch die Zubereitung (Kochen) erleidet die Stärke schon Veränderungen (Quellung), die ihre Verdaulichkeit erhöhen.

Die Nahrungsstoffe der **Cerealienfrüchte** oder Getreidekörner werden durch mechanische Zerkleinerung (Mahlen) in Mehl verwandelt und durch Siebvorrichtungen von ihren Cellulosehüllen befreit, welch letztere als Kleie abfallen. Je mehr Kleie das Mehl enthält, um so eiweißreicher ist es, da die eiweißreichste Schicht des Getreidekornes unmittelbar unter der Cellulosehülle liegt. Das Mehl dient zur Herstellung von Backwerk (Brot etc.); es verdankt seine Eigenschaft zu „backen“ einem Eiweißstoff, dem „Kleber“. Der Zusatz des hefehaltigen Sauerteigs zum Brotteig dient dazu, durch Zuckergärung Kohlensäuregas zu bilden, das den Teig auflockert. Auch durch Zusatz von Backpulvern (kohlensauren Salzen) kann man den Teig auflockern. Zu manchen Broten (Schwarzbrot, Grahambrot) wird absichtlich kleienreiches Mehl verwendet, weil die Cellulose der Kleie die Darmperistaltik fördert und so Darmverstopfung verhütet.

Die **Hülsenfrüchte** (Leguminosen) sind durch einen hohen Gehalt an Eiweiß ausgezeichnet. Sie enthalten keinen Kleber, können daher nicht zum Backen verwendet werden; sie enthalten aber einen anderen Eiweißkörper, das Legumin, das, mit kalkhaltigem Wasser gekocht, unlöslichen Leguminkalk bildet. Daher muß man die Leguminosen mit kalkarmem (weichem) Wasser kochen, weil sie sonst hart bleiben.

Die Wurzelgewächse, Gemüse, Kräuter, Salate, Obst sind sehr wasserreich und müssen deshalb in großer Menge aufgenommen werden, wenn sie einen Nähreffekt haben sollen. Sie eignen sich deshalb nicht zu Hauptspeisen, sondern nur als Beigaben zu anderen, weil ihre alleinige Zufuhr ein zu großes Volum der Speisen bedingen würde. Als Zuspeisen haben sie wegen ihrer Schmackhaftigkeit die Bedeutung der Genußmittel; ferner führen sie dem Körper Nährsalze und die für die Darmperistaltik wichtige Cellulose zu.

Die Antwort auf die Frage, ob der Mensch in seiner Nahrung die animalischen oder die vegetabilischen Nahrungsmittel bevorzugen soll, ergibt sich aus der Stellung, die dem Menschen im Tierreiche zukommt. Ihrer Ernährungsweise nach sind die Tiere einzuteilen in Fleischfresser (Carnivoren) und Pflanzenfresser; letztere teilt man noch ein in Fruchtfresser (Fructivoren) und Krautfresser (Herbivoren).

Der Bau der Verdauungsorgane zeigt bei den verschiedenen Tieren Verschiedenheiten, die zu der Art der Ernährung in Beziehung stehen. Das Gebiß der Carnivoren ist charakterisiert durch die zum Zerreißen und Zerfleischen der Nahrung dienenden spitzhöckrigen Backzähne, sowie durch die großen Eckzähne, das Gebiß der Herbivoren hat keine Eckzähne und seine schmelzfaltigen Backzähne sind zum Zerreiben der Nahrung eingerichtet. Bei Carnivoren ist die Länge des Darmkanals etwa das Fünffache der Körperlänge (vom Munde zum After gerechnet), bei Herbivoren mehr als das Zwanzigfache; die große Länge des Darmkanals der Herbivoren hat den Zweck, die durch die Cellulose bewirkte schnellere Bewegung der Speisen im Darm zu kompensieren durch die größere Darmlänge, da sonst die Nahrungsmittel zu kurze Zeit im Darme bleiben und zu wenig ausgenutzt würden. Der Bau der Verdauungsorgane der Fructivoren steht in der Mitte zwischen dem der Carnivoren und der Herbivoren.

Der Mensch steht hinsichtlich des Baus der Verdauungsorgane am nächsten den Affen, die zu den Fructivoren gehören. Die natürliche Nahrung des Menschen sind also Früchte, und tatsächlich ernähren sich die Menschenrassen, die in den Tropen wohnen, fast ausschließlich von Früchten. Die Bewohner gemäßigter Zonen sind aber dazu übergegangen, auch Fleisch zu verzehren, weil in den kälteren Zonen Früchte nicht zu jeder Jahreszeit in ausreichenden Mengen zu erhalten waren, und weil dort ein größeres Bedürfnis zur Aufnahme von Fett vorliegt, das aus den animalischen Nahrungsmitteln leicht in größeren Mengen zu erhalten ist. Das Fleisch darf aber unter keinen Umständen in der Nahrung bevorzugt werden, weil die Nahrung sonst zu wenig Kohlehydrate enthalten würde. Am zweckmäßigsten ernährt sich der Mensch in unseren Zonen von einer Nahrung, die etwa zu $^1/_3$ aus tierischen, zu $^2/_3$ aus pflanzlichen Nahrungsmitteln besteht.

Mit ausschließlicher Pflanzennahrung kann sich zwar der Mensch ernähren, wie der Vegetarismus zeigt. Indes liegen keine stichhaltigen Gründe vor, die für den vollständigen Ausschluß der Fleischnahrung sprechen. Alleinige Fleischnahrung bewirkt leicht Verdauungsstörungen.

Außer den Nahrungsstoffen nehmen wir noch manche Stoffe auf, die zwar zur Erhaltung des Körperbestandes nicht notwendig sind, die aber doch physiologische Bedeutung haben. Es sind das die **Genußmittel**. Diese enthalten Substanzen von spezifischem Geschmack und Geruch, die teils die Eßlust anregen, sowie die Sekretion der Verdauungssäfte und die Darmperistaltik befördern, teils auf das Nervensystem und die Kreislauforgane anregend wirken. Hierher gehören die Gewürze, durch deren Zusatz geruch- und geschmacklose Nahrungsmittel schmackhaft gemacht werden, ferner gewisse Alkaloide (Koffeïn im Kaffee und Tee, Theobromin im Kakao, Nikotin im Tabak).

Von den Getränken, die vorwiegend Genußmittel sind (Kaffee, Tee, Kakao, alkoholische Getränke), kommt dem Kakao auch Bedeutung als Nahrungsmittel zu, weil er viel Eiweiß (12%), Kohlehydrate (13%) und Fett (bei nicht entfettetem Kakao 49%) enthält. Das Bier enthält zwar auch Nahrungsstoffe (Eiweiß bis zu 0,8%, Kohlehydrate 5—6%), hat aber als Nahrungsmittel nur bedingten Wert, weil bei Aufnahme erheblicher Mengen die schädliche Wirkung des Alkohols zu sehr überwiegt.

Kapitel VIII. Sekretion der Verdauungssäfte.

§ 1. Allgemeines über Sekretionen.

Die Sekretionen werden eingeteilt in innere und äußere; erstere dienen der chemischen Korrelation der Organe (siehe Kapitel XII), letztere der Stoffabgabe nach außen.

Die äußeren Sekrete, die vom Epithel der Haut, der Schleimhäute und der offenen Drüsen gebildet und abgegeben werden, haben verschiedene physiologische Bedeutung. Teils dienen sie einfach zur Entfernung von Stoffwechselendprodukten (Harn, Kapitel XI) und zur Wärmeabgabe (Schweiß, Kapitel XIV), teils dienen sie noch weiteren physiologischen Zwecken. Sie liefern nämlich:

1. einen Schutz für die Haut in dem aus zerfallenden Epidermiszellen und Talgdrüsenzellen entstehenden Hauttalg (Kapitel X) und für die Schleimhäute in dem von den Schleimhautepithelzellen, besonders den Becherzellen gebildeten Schleim;

2. das normale Nahrungsmittel für den Säugling in der Milch (Kapitel XXIX);

3. die Stoffe, welche die Spaltung und Lösung der Nahrungsstoffe bei der Verdauung bewirken, in den Verdauungssekreten.

Die offenen **Drüsen** sind Einstülpungen der Haut oder Schleimhaut von verschiedener Form, teils röhrenförmig (tubulös), teils säckchenartig (acinös), verzweigt oder unverzweigt.

Die Wand des Drüsenganges bildet ein Zellenlager, das meist von einer Membrana propria getragen und besonders in dem sezernierenden Teile von Blut- und Lymphgefäßkapillaren, sowie von Nerven umsponnen wird. Die sezernierenden Drüsenzellen finden sich hauptsächlich an dem blinden Ende des Drüsenganges, während dessen übriger Teil als Ausführungsgang für das gebildete Sekret dient.

Der Hauptdrüsengang zeigt in manchen Fällen seitliche zwischenzellige Verzweigungen, die innerhalb einer Drüsenzelle oder um eine solche Sekret-

kapillarnetze bilden (siehe Fig. 5, S. 80); dadurch können noch Drüsenzellen, die nicht direkt an den Hauptgang grenzen, mit diesem verbunden sein.

Die **Sekretion wäßriger Sekrete** beruht nicht nur auf einer Filtration der Blutflüssigkeit durch die Drüsenwand hindurch, sondern auf einer spezifischen Tätigkeit der sezernierenden Drüsenzellen aus folgenden Gründen:

1. Die meisten Sekrete enthalten Stoffe, die nicht schon im Blute vorgebildet sind, also in den Drüsenzellen selbst durch chemische Prozesse entstanden sein müssen (z. B. Kaseïn und Milchzucker der Milch, Gallenbestandteile, Fermente).

2. Der osmotische Druck im Sekret ist oft größer als im Blut. Der vom Drüsensekret im Drüsengang erzeugte hydrostatische Druck kann größer werden als der Blutdruck. In beiden Fällen leistet die Drüse Arbeit.

Auf diese Arbeitsleistung weist auch die Steigerung der physiologischen Verbrennung, die vermehrte Lymphbildung, sowie das Auftreten elektrischer Erscheinungen bei der Drüsentätigkeit hin, die offenbar den Aktionsströmen der Muskeln analog sind.

3. Die Sekretion geht in vielen Fällen nur zu gewissen Zeiten, nicht kontinuierlich vor sich, während doch der Blutdruck ununterbrochene Filtration bewirken müßte. Ueberdies können blutleere oder gar ausgeschnittene Drüsen noch sezernieren.

4. Die Sekretion ist in vielen Fällen begleitet von morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Drüsenzellen.

Diese lassen bei den Schleimdrüsenzellen und bei den Zellen mancher Verdauungsdrüsen folgern, daß körnige Bestandteile des Protoplasmas, Sekretgranula genannt, in der Zelle sich bilden, gegen die freie Oberfläche rücken, nach außen abgegeben werden und in Bestandteile des Sekrets sich umwandeln.

5. Manche Sekretionen unterliegen dem Einfluß spezifischer sekretorischer Nerven. In manchen Drüsen, z. B. in den Speicheldrüsen, sind auch Nervenfasern gefunden worden, die in den Drüsenzellen endigen.

6. Manche Sekretionen können beeinflußt werden durch spezifische Gifte (Atropin wirkt lähmend, Pilocarpin erregend), die auch ohne Veränderung des Blutdruckes wirken.

§ 2. Speichelsekretion.

Der Mundspeichel, eine farblose, trübe, fadenziehende Flüssigkeit von meist schwach alkalischer Reaktion, ist das Sekret der sämtlichen Drüsen der Mundhöhle. Die Menge des in 24 Stunden gebildeten Speichels wird auf 1—2 Liter geschätzt.

Die Trübung des Speichels rührt her von Schleimflocken, abgestoßenen Mundhöhlenepithelzellen und den Speichelkörperchen. Letztere sind junge abgelöste Drüsenzellen oder ausgewanderte Leukocyten.

Der Speichel enthält etwa 0,7 % Trockensubstanz, 0,2 % Salze, darunter Rhodankalium, 0,3 % gelöste organische Stoffe, darunter Eiweiß, Mucin, sowie ein diastatisches Ferment, das **Ptyalin,** und ein den Malzzucker spaltendes Ferment, die **Maltase,** schließlich Gase, besonders Kohlensäure.

Bei Fleischfressern enthält der Speichel keine Fermente; hier hat er nur die Aufgabe, trockene Bissen feucht und schlüpfrig zu machen. Im Wasser lebende Säuger, die keine trockene Nahrung aufnehmen müssen, haben gar keine Speicheldrüsen.

Die Mundspeicheldrüsen haben zwei Arten von Drüsenzellen:

a) **Eiweißdrüsenzellen** oder **seröse** Drüsenzellen; sie liefern ein schleimfreies fermentreiches Sekret; sie zeigen, in frischem Zustande untersucht, in der Ruhe dunkle Sekretgranula, die bei der Sekretion gegen den Drüsengang hinrücken.

b) **Schleimdrüsenzellen** oder **muköse** Drüsenzellen; sie liefern ein mucinreiches Sekret und enthalten in sekretgefülltem Zustande helle Sekretgranula, in sekretleerem Zustande dunkelkörniges Protoplasma.

Manche Speicheldrüsen (Parotis, ein Teil der kleinen Drüsen der Mundhöhlenschleimhaut) enthalten nur seröse Drüsenzellen, andere (ein anderer Teil der kleinen Drüsen) nur muköse, in anderen Drüsen kommen seröse und muköse Zellen gemischt vor. In den Tubulis, in denen sie gemischt vorkommen, liegen die serösen Zellen als „Halbmonde" der Membrana propria an und sind durch Sekretkapillaren mit dem Drüsengang in Verbindung. Die „Halbmonde" sind zum Teil aber auch sekretleere Schleimzellen, die durch die sekretgefüllten vom Drüsengang abgedrängt sind.

Die Speichelsekretion wird reflektorisch angeregt, wenn durch einen Bissen, besonders einen trockenen, die sensiblen Nerven und die Geschmacksnerven der Mundhöhlenschleimhaut gereizt werden. Die Speichelsekretion ist also abhängig vom Nervensystem.

Die reflektorische Absonderung wird durch gleichzeitige Kaubewegungen noch gesteigert. Auch psychische Einflüsse (Anblick schmackhafter Speisen) regen die Sekretion an.

An der reflektorischen Sekretion sind die Drüsen in verschiedener Weise beteiligt. Während z. B. die Submaxillaris bei Zufuhr jeder Nahrung sezerniert, wird die Parotis besonders durch trockene Bissen zur Tätigkeit angeregt. Je nach der Art der aufgenommenen Nahrung ist nicht nur die Menge, sondern auch die Zusammensetzung des gebildeten Speichels verschieden.

Sekretionsnerven der Submaxillaris und Sublingualis sind:

a) Autonome Fasern, die vom Facialis (i

tympani zum Lingualis und von da durch das Ganglion submaxillare und sublinguale zu den Drüsen verlaufen; ihre Reizung liefert ein reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung ein spärliches zähes Sekret liefert.

Sekretionsnerven der Parotis sind:

a) Autonome Fasern, die vom Glossopharyngeus durch den Nervus tympanicus und Petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum, von da durch den Auriculo-temporalis zur Drüse gehen; ihre Reizung liefert reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung auch hier spärliches dickflüssiges Sekret gibt.

Dieses zähe Sekret fließt allerdings bei alleiniger Reizung des Sympathicus nicht aus dem Ausführungsgang, weil es diesen verstopft; erst bei gleichzeitiger Reizung des Glossopharyngeus tritt es hervor.

In der Chorda und in dem Glossopharyngeus sind zugleich vasodilatatorische, im Sympathicus vasokonstriktorische Fasern für die Gefäße der Drüsen enthalten.

Das Zentrum der Sekretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

Atropin wirkt auf die Endigungen der zerebralen Sekretionsnerven lähmend. Pilocarpin und Physostigmin wirken auf sie erregend.

Die Drüsensekretion kann auf Nervenreizung hin noch erfolgen bei verbluteten Tieren, wenn also die Drüse gar nicht mehr mit Blut versorgt wird.

Einige Zeit naeh Durchschneidung der zerebralen Sekretionsnerven fängt die Drüse an, beständig zu sezernieren (paralytische Sekretion), bis sie schließlich abstirbt und degeneriert. Die Ursache der paralytischen Sekretion ist noch nicht aufgeklärt.

Setzt man in den Ausführungsgang einer Drüse eine Kanüle, die man mit einem Manometer verbindet, so kann man den Druck messen, den das abgesonderte Sekret im Ausführungsgang erzeugt. Bei der Submaxillaris des Hundes kann der Druck nach Chordareizung über 200 mm Quecksilbersäule betragen, d. h. 100 mm mehr als der Blutdruck in den Gefäßen der Drüse.

§ 3. Sekretion des Magensaftes.

Beobachtungen über die Sekretion des Magensaftes lassen sich anstellen an Menschen und Tieren mit Magenfisteln. Reiner Magensaft läßt sich erhalten aus einem vom übrigen Magen unter Schonung der Blutgefäße und Nerven isolierten, zu einem Blindsack hergerichteten und durch Magenfistel zugängigen kleinen Teil des Magens. Auch läßt sich Magensaft, allerdings verdünnt, durch Aushebern des Magens mittels Magensonde gewinnen.

Der Magensaft, das Sekret der Magendrüsen, ist eine wasserklare Flüssigkeit von saurer Reaktion. Er enthält etwa 0,4 % Trockensubstanz, darunter 0,1 % Asche.

Seine charakteristischen Bestandteile sind:

a) freie **Salzsäure**, beim Menschen etwa 0,3 %, beim Hunde etwas mehr.

Zum Nachweis der freien Salzsäure dient folgende Reaktion: Günzburgs Reagens (2 g Phloroglucin, 1 g Vanillin in 30 g absol. Alkohol) mit Magensaft, der freie Salzsäure enthält, verdampft gibt eine rote Färbung; fehlt die freie Salzsäure, so entsteht gelbe Färbung.

b) **Pepsin**, ein Ferment, das in saurer Lösung Eiweiß verdaut.

Seine Vorstufe in den Magendrüsen ist das Pepsinogen, das durch Sodalösung oder Glycerin aus der Magenschleimhaut extrahiert und durch Zusatz von Salzsäure in Pepsin übergeführt werden kann.

c) **Labferment**, das die Kaseïngerinnung der Milch bewirkt.

Seine Vorstufe ist das Labzymogen, das durch Wasser aus der Magenschleimhaut extrahiert und durch Säurezusatz in Lab übergeführt werden kann.

Nach neueren Angaben soll die Labwirkung dem Pepsin zukommen.

Die Drüsen der Magenschleimhaut sind einzuteilen in:

a) Drüsen, die nur eine Art von Drüsenzellen enthalten; sie kommen nur im Pylorusteil vor und heißen daher **Pylorusdrüsen**.

b) Drüsen, die zwei Arten von Zellen enthalten und die im Fundus vorkommen: **Fundusdrüsen**.

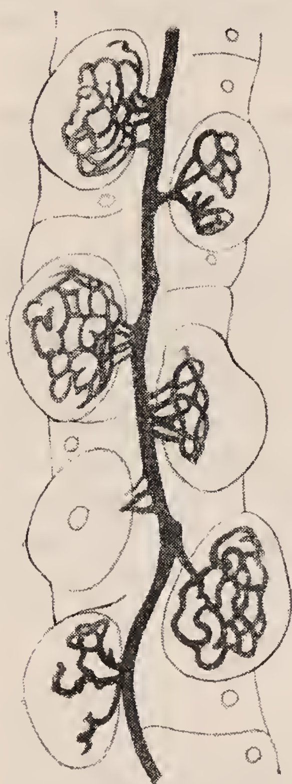


Fig. 5. Anordnung der Sekretkapillaren in den Belegzellen.

Die Pylorusdrüsen besitzen zylindrische Zellen, die in einfacher Lage den Drüsengang bilden.

Die Fundusdrüsen haben auch solche zylindrische Zellen, die sogenannten **Hauptzellen**, dann aber noch die **Belegzellen**, d. s. Zellen, die zwischen den Hauptzellen und der Membrana propria einzeln liegen und keine zusammenhängende Lage bilden. In den Belegzellen sind Sekretkapillarschlingen enthalten, die in den Drüsengang münden (siehe Fig. 5).

Die morphologischen Veränderungen der Zellen bei der Tätigkeit bestehen darin, daß die im Hungerzustande großen Hauptzellen bei der Sekretion durch Verminderung von Sekretgranula kleiner und heller werden, während die im Hungerzustande kleinen Belegzellen sich vergrößern.

Sowohl die Fundus- als die Pylorusdrüsen bilden Pepsin und Lab, weshalb die Zylinderzellen (Hauptzellen der Fundusdrüsen) als pepsin- und labsezernierende Zellen angesehen werden.

Die isolierte Pylorusportion sondert aber einen Magensaft ab, der nicht sauer ist. Da hier die Belegzellen fehlen, so ist vermutet worden, daß in den Belegzellen die Salzsäure sezerniert werde.

Ueber die Art der Entstehung der wesentlichsten Bestandteile des

Magensaftes ist noch nichts Sicheres bekannt. Die beiden Fermente sind jedoch als Produkte der Drüsenzellen anzusehen.

Was die Bildung der Salzsäure anlangt, so ist es schwer verständlich, wie eine freie starke Säure bei dem alkalinischen Charakter des Blutes entstehen kann. Man hat die Bildung zu erklären versucht durch Massenwirkung schwacher Säuren (z. B. Kohlensäure) auf die Chloride des Blutes. Geradeso wie unter der Massenwirkung der Kohlensäure im Blute aus Kochsalz Salzsäure frei wird, die in die Blutkörperchen übergeht (siehe S. 59), so könnte auch vielleicht unter der Massenwirkung der Kohlensäure in den Belegzellen Salzsäure frei werden.

Der nüchterne Magen enthält keinen Magensaft, seine Schleimhaut ist mit Schleim überzogen.

Die Sekretion des Magensaftes vollzieht sich in zwei Akten:

1. Der erste Akt beginnt beim Anblick schmackhafter Speisen (Sekretion des Appetitsaftes), und wird verstärkt durch das Kauen und Schlucken des Bissens, und zwar auch bei Scheinfütterung, d. h. wenn der Bissen nicht in den Magen selbst gelangt bei einem Tiere, dem eine Oesophagusfistel angelegt ist, durch die der Bissen wieder austritt. Dieser Akt bleibt aus nach Durchschneidung der Nervi vagi; diese enthalten also sekretorische Nerven für die Magendrüsen.

2. Der zweite Akt tritt auf, wenn die Bissen in den Magen selbst gelangen. Dieser Akt vollzieht sich auch nach Vagusdurchschneidung. Er kommt nicht durch mechanische, sondern durch chemische Reizung zustande und beruht entweder darauf, daß durch den chemischen Reiz der Speisen ein in den Nervengeflechten der Magenwand ablaufender Reflex entsteht, oder daß die Drüsen direkt durch einen bei der Resorption in der Magenwand entstehenden chemischen Drüsenreiz erregt werden. Besonders wird dieser Akt angeregt durch Aufnahme von Fleischbrühe, weniger durch Milch und Brot, noch weniger durch Wasser, Eiweiß, Pepton, gar nicht durch Salze und Stärke; er wird durch Fett gehemmt.

Die Sekretion des Magensaftes wird demnach durch den Anblick von Speisen und durch das Kauen und Schlucken eingeleitet und danach weiter unterhalten durch die genossenen, in den Magen gelangten Speisen.

§ 4. Sekretion des Pankreassaftes.

Der aus frisch angelegten Fisteln des Ductus pancreaticus zu erhaltende Pankreassaft ist eine zähe, klare Flüssigkeit, die infolge ihres Gehaltes an Natriumkarbonat (0,4 %) stark alkalisch reagiert; sie gerinnt zuweilen spontan. Besteht die Fistel längere Zeit, so wird das Sekret dünnflüssiger.

Der Pankreassaft enthält bei frischer Fistel etwa 90 % Wasser, bei alter Fistel dagegen 98 %. Die Trockensubstanz enthält 0,6 bis 0,9 % Asche, ferner organische Substanzen, hauptsächlich Eiweiß (bei frischer Fistel bis zu 10 %). Das Sekret aus frischer Fistel ist oft so eiweißreich, daß es beim Erhitzen gerinnt. Ferner enthält der Pankreassaft folgende charakteristischen Fermente:

a) **Ptyalin,** welches die Stärke in Malzzucker, und **Maltase,** die den Malzzucker in Traubenzucker spaltet;

b) **Trypsin,** welches Eiweiß in Proteosen und Aminosäuren spaltet. Die Vorstufe des Trypsins in der Pankreasdrüse ist das Trypsinogen, das bei der Sekretion in den Pankreassaft gelangt und durch einen Bestandteil des Darmsaftes, die Enterokinase, sowie auch unter dem Einfluß von Sauerstoff oder von organischen Säuren in Trypsin verwandelt wird;

c) **Steapsin,** das die Neutralfette in Glycerin und Fettsäuren spaltet. Die Vorstufe des Steapsins soll das Steapsinogen sein, das bei der Sekretion in den Pankreassaft gelange und durch die Gallensäuren in Steapsin verwandelt werde.

Die Zellen der Pankreasdrüse haben eine leicht gestreifte Außen- und eine Sekretgranula enthaltende Innenzone. Bei der Tätigkeit nimmt die Innenzone durch Abgabe der Granula an Breite ab, beim



Fig. 6 (nach Kühne und Lea). Drüsenzellen des Pankreas in verschiedenen Stadien der Sekretion.
A Ruhende Zellen. B Tätige Zellen.

Uebergang zur Ruhe findet das Umgekehrte statt (siehe Fig. 6). Die tätigen Zellen zeichnen sich durch schärfere, oft doppelt konturierte Grenzlinien besser voneinander ab als die ruhenden.

Sekretorische Fasern für das Pankreas enthält der Vagus und der Sympathicus. Beide Nerven enthalten übrigens auch Hemmungsnerven für die Pankreassekretion. Ueber ihre physiologische Erregung ist wenig bekannt.

Die Sekretion des Pankreas beginnt nach Nahrungsaufnahme und wird besonders verstärkt durch den Uebertritt des sauren Mageninhaltes in den Darm; diese Wirkung, welche auch nach Durchschneidung der sekretorischen Nerven noch auftritt, kommt dadurch zustande, daß ein in der Duodenalschleimhaut gebildeter Stoff, das Prosekretin, durch die Säure umgewandelt wird in Sekretin, welches ins Blut aufgenommen und dem Pankreas zugeführt direkt die Drüsenzellen zur Absonderung anregt.

Auch Fette sollen vom Magen und Darm aus reflektorisch Pankreassekretion veranlassen; falls sie vom Magen aus wirken, kann der Pankreassaft aus dem Duodenum in den Magen übergehen.

§ 5. Sekretion des Darmsaftes.

Um die Sekretion der Darmdrüsen zu untersuchen, legt man bei einem Tiere eine Darmfistel an, d. h. man schaltet ein Stück Darm so aus, daß es mit dem Mesenterium noch verbunden ist, und näht die beiden Schnittenden des isolierten Stückes in die Hautwunde ein (Vellasche Fistel), oder auch nur das eine Ende, während das andere Ende geschlossen wird (Tierysche Fistel). Die beiden Schnittränder des übrigen Darmes werden durch Darmnaht miteinander vereinigt.

Der Dünndarmsaft ist eine farblose, alkalisch reagierende Flüssigkeit mit etwa 1,5 % Trockensubstanz. Er enthält außer Salzen etwas Eiweiß, ferner Fermente, nämlich:

1. Spuren von Diastase, sowie M a l t a s e, die den Malzzucker, L a k t a s e, die den Milchzucker, und I n v e r t a s e, die den Rohrzucker spaltet.
2. E r e p s i n, das Proteosen in Aminosäuren spaltet.
3. Ein fettspaltendes Ferment.
4. E n t e r o k i n a s e, welche das Trypsinogen in Trypsin verwandelt.

Der Dickdarm liefert ein schleimiges Sekret ohne Fermente.

Der Darmsaft ist das Sekret der Brunnerschen Drüsen im Duodenum und der Lieberkühnschen Drüsen im Dünndarm.

Die Brunnerschen Drüsen sind funktionell den Pylorusdrüsen ähnlich.

Die Lieberkühnschen Drüsen enthalten in ihrem Grunde Zellen mit Sekretgranula, die sich bei der Sekretion vermindern.

Die Sekretion des Darmsaftes erfolgt, wenn die Darmschleimhaut direkt gereizt wird durch Nahrungsaufnahme; sie tritt aber auch in

solchen Teilen des Darms ein, auf die der Reiz nicht direkt gewirkt hat, ist also entweder abhängig vom Nervensystem oder wird vermittelt durch einen in das Blut resorbierten und durch das Blut den Drüsen zugetragenen chemischen Drüsenreiz.

Die schleimabsondernden Dickdarmdrüsen enthalten viele Becherzellen, während in den Dünndarmdrüsen nur wenige Becherzellen vorkommen.

Die Darmdrüsen dienen auch der Regeneration des Epithels der Darmzotten. In den Darmdrüsen werden durch indirekte Kern- und Zellteilung fortwährend neue Zellen gebildet, die zum Ersatz der auf der freien Schleimhautoberfläche zugrunde gehenden Epithelzellen in die Höhe rücken.

§ 6. Gallensekretion.

Die Galle, das Sekret der Leber, ist eine rotgelbe oder grüne, fadenziehende, intensiv bitter schmeckende Flüssigkeit, die etwa 3% Trockensubstanz enthält, wenn sie aus der Leber herausfließt. Bei Nüchternheit fließt die Galle nicht direkt in den Darm, sondern erst in die Gallenblase, wo sie durch Wasserverlust und Beimengung von Blasenschleim konzentrierter wird, so daß sie dann bis zu 17% Trockensubstanz enthalten kann. Die Tagesmenge der Lebergalle beträgt beim erwachsenen Manne etwa 1 Liter.

Charakteristische Bestandteile der Galle sind:

A. **Die Gallensäuren.**

Sie sind Verbindungen von einer stickstoffhaltigen mit einer stickstofffreien Säure. Der stickstoffhaltige Teil ist eine Aminosäure (Glykokoll oder Taurin), der stickstofffreie ist Cholalsäure.

Die Gallensäuren sind einbasische Säuren, die sich mit Alkalien zu Salzen verbinden. Die Salze sind optisch aktiv, rechtsdrehend. In der Galle kommen die Gallensäuren an Natrium gebunden vor.

Die Gallensäuren und ihre Alkalisalze sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether. Wird Galle mit Tierkohle zur Trockne verdampft, der Rückstand mit Alkohol extrahiert, das Extrakt mit viel Aether versetzt, so scheiden sich die gallensauren Salze in feinen Kristallnadeln ab (kristallisierte Galle.)

Sie geben mit Furfurol und konzentrierter Schwefelsäure oder mit Rohrzucker und konzentrierter Schwefelsäure (wobei erst Furfurol gebildet wird) eine kirschrote Färbung (Pettenkofersche Reaktion).

In der menschlichen Galle finden sich:

a) die **Glykocholsäure,**
eine Verbindung von Glykokoll mit Cholalsäure;

b) die **Taurocholsäure,**
eine Verbindung von Taurin mit Cholalsäure.

Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$,
ist eine einbasische Säure mit drei —OH-Gruppen (Trioxysäure). Sie wird wahrscheinlich aus Cholesterin gebildet.

Neben Cholalsäure findet sich in der menschlichen Galle als stickstofffreier Bestandteil der Gallensäuren auch die Fellinsäure, $C_{23}H_{40}O_4$. Bei Tieren kommen noch andere der Cholalsäure verwandte Säuren als stickstofffreie Bestandteile der Gallensäuren vor.

Glykokoll, Aminoessigsäure (siehe S. 18) ist Spaltungsprodukt des Eiweiß, besonders des Leims.

Taurin, Aminoäthylsulfosäure, $NH_2 . C_2H_4 . SO_2OH$ (der Schwefel ist direkt an Kohlenstoff gebunden, daher Sulfosäure), ist auch Stoffwechselprodukt des Eiweiß; es entsteht wahrscheinlich in der Leber durch Oxydation des Cystins.

In der Galle des Menschen überwiegt das glykocholsaure Natrium, in der Galle des Hundes das taurocholsaure Natrium.

Die Gallensäuren bilden etwa die Hälfte der Trockensubstanz der Galle. Sie entstehen in der Leber. Im Darm werden sie zum Teil wieder resorbiert, zum Teil durch die Darmfäulnis in ihre Anhydride, die Dyslysine, übergeführt. Die Gallensäuren begünstigen im Darm die Verdauung und Resorption der Fette.

B. **Die Gallenfarbstoffe,** nämlich:

a) das **Bilirubin,** ein rotgelber Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_6$,

b) das **Biliverdin,** ein grüner Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_8$.

Biliverdin ist ein Oxydationsprodukt des Bilirubins.

Die Gallenfarbstoffe sind schwache Säuren, sie bilden mit Alkalien lösliche, mit Kalk unlösliche Salze (letztere finden sich in Gallensteinen).

Bilirubin ist schwer löslich in Alkohol, leicht löslich in Chloroform, kristallisiert in rhombischen Tafeln. Biliverdin ist leicht löslich in Alkohol, schwer löslich in Chloroform.

Bilirubin geht bei der Reduktion durch Wasserstoff in statu nascendi unter Wasseraufnahme in **Hydrobilirubin,** $C_{32}H_{40}N_4O_7$ über, das auch zuweilen in der Galle vorkommt und das einem Farbstoff des Harns, dem Urobilin, sowie dem Farbstoff des Kotes, dem Sterkobilin ähnlich ist; es läßt sich durch Oxydation nicht wieder in Bilirubin verwandeln.

Gmelinsche Probe: Wenn man mit Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, vorsichtig eine wässerige Lösung von Gallenfarbstoff unterschichtet, so entstehen an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten farbige Schichten, und zwar von oben nach unten: grün, blau, violett, rot, rotgelb. Die Farbstoffe, die die verschiedenen Farben geben, entstehen durch Oxydation des Bilirubins, resp. Biliverdins; sie stellen verschiedene Oxydationsstufen der Gallenfarbstoffe dar.

Die Gallenfarbstoffe entstehen in der Leber bei dem Zerfall der roten Blutkörperchen aus dem Hämatin, das sein Eisen verliert.

Nach Injektion von Hämoglobinlösung in das Blut nimmt die Ausscheidung von Gallenfarbstoff zu.

Ferner enthält die menschliche Galle: Mucin und Pseudomucin,

Cholesterin, Lecithin, Fett und Fettsäuren, Salze (hauptsächlich Natriumkarbonat und -phosphat), und etwas Eisen.

Unter pathologischen Umständen kommt auch Eiweiß in der Galle vor. In der Blasengalle scheiden sich zuweilen feste Bestandteile als Gallensteine aus. Diese bestehen hauptsächlich aus Cholesterin und Bilirubinkalk.

Die Leber ist die größte Drüse unseres Körpers; ihr Gewicht beträgt etwa 1,5 kg. Sie enthält 30 % Trockensubstanz, hauptsächlich Eiweiß (20 %), ferner wechselnde Mengen Glykogen und Fett, Spuren von Harnstoff, Harnsäure u. a. Ihre Asche beträgt etwa 1 % und hat einen hohen Gehalt an Eisen.

Das Eisen kommt in der Leber teils in anorganischen, teils in noch unbekannten organischen Verbindungen vor. In letzteren ist das Eisen teils fest gebunden, teils weniger fest durch Salzsäure abspaltbar.

Das Eisen der Leber ist teils aus dem Darm resorbiertes Eisen, teils stammt es, wie die Gallenfarbstoffe, aus dem Hämoglobin der roten Blutkörperchen, das in der Leber zerstört wird. Das Eisen wird hauptsächlich durch die Wand des Dickdarms, in geringen Mengen auch in der Galle und im Harn ausgeschieden.

Die anatomischen Beziehungen zwischen Milz und Leber (die Milzvene ist ein Ast der Pfortader) weisen auf physiologische Beziehungen der beiden Organe hin. Vielleicht wird das in der Milz beim Zugrundegehen der roten Blutkörperchen frei gewordene Hämoglobin in der Leber zerstört.

Die Drüsenzellen der Leber sind vieleckige Zellen, deren körniges Protoplasma Pigmentkörnchen, Fetttröpfchen, und bei gut gefütterten Tieren Glykogenschollen enthält. Im nüchternen Zustand sind die Zellen klein, trüb, undeutlich konturiert; während der Verdauung sind sie größer, im Zentrum hell, in der Peripherie grobkörnig.

Auf dem Durchschnitt durch ein Leberläppchen sieht man die Zellen zu den „Leberzellenbalken" angeordnet, die radiär von der im Zentrum des Läppchens gelegenen Vena centralis gegen die Peripherie gerichtet sind. Jede Zelle eines Balkens ist mit anderen, die über oder unter der Ebene des Schnittes liegen, in Berührung.

Zwischen den Leberzellen liegen auch, im Allgemeinen radiär gerichtet, sowohl die Gallendrüsengänge (Gallenkapillaren), als auch die Blutgefäßkapillaren.

Die G a l l e n k a p i l l a r e n verhalten sich zu den Leberzellen, wie die Lumina anderer Drüsen zu den begrenzenden Drüsenzellen. Zur Begrenzung einer Gallenkapillare reichen allerdings schon zwei Leberzellen aus; die Kapillare kommt dadurch zu stande, daß die rinnenförmigen Vertiefungen auf der Oberfläche zweier aneinander liegenden Leberzellen zusammen den Drüsengang bilden. Feinste Verzweigungen der Gallenkapillaren ragen in die Leberzellen bis zum Kern hinein. Jede Leberzelle beteiligt sich an der Bildung mehrerer Gallenkapillaren. Die Gallenkapillaren münden in die interlobulär verlaufenden Gallengänge.

Die B l u t k a p i l l a r e n stammen aus den interlobulär verlaufenden Pfortaderästen und gehen radiär im Leberläppchen zu der Zentralvene, die in die interlobulären Lebervenenäste führt. Die Blutkapillaren verlaufen auch zwischen den Leberzellen, aber so, daß an keiner Stelle Blut-

kapillaren und Gallenkapillaren direkt in Berührung kommen, sondern daß beide immer allseitig von Leberzellensubstanz umgeben sind. Zwischen Blutkapillaren und Gallenkapillaren liegt also immer Leberzellensubstanz.

Die Wand der Blutkapillaren in der Leber ist durchlässiger, als die in anderen Organen, daher ist die Leberlymphe eiweißreich.

Die Aeste der Leberarterie verzweigen sich nur im interlobulären Gewebe; ihre Kapillaren sammeln sich zu Venen, die in die Pfortaderäste münden. Die Lymphgefäße verlaufen in Begleitung der Pfortaderäste.

Die Sekretion der Galle läßt sich untersuchen an Tieren mit Fistel des Gallenganges.

Die Gallenabsonderung findet ununterbrochen statt, wird aber einige Stunden nach Nahrungsaufnahme verstärkt durch resorbierte Substanzen, die anregend auf die Leberzellen wirken, und zwar hauptsächlich durch die aus dem Darm resorbierten Gallensäuren, vielleicht auch durch das Sekretin, das in der Duodenalwand gebildet wird und das auch die Pankreassekretion anregt.

Die Gallensekretion hängt auch von der Blutzufuhr zur Leber ab. Sinkt der Blutdruck, so wird weniger Galle sezerniert, aber die Galle enthält dann mehr Trockensubstanz. Hemmend auf die Sekretion wirkt: Unterbindung von Pfortaderästen, Reizung des Rückenmarks und des Nervus splanchnicus (wegen verminderter Blutzufuhr zur Leber infolge der Gefäßkontraktion).

Der Druck in den Gallengängen kann größer sein als der Druck in der Pfortader.

Sekretorische Nerven der Leber sind nicht bekannt.

Die Galle wird aus der Leber getrieben durch den Druck des nachrückenden Sekrets. Der Ductus choledochus hat an seiner Einmündung in den Darm einen Sphinkter, der den Austritt der Galle regelt. Muskeln der Gallenblase und des Ductus choledochus, die vom Splanchnicus innerviert werden, tragen zur Bewegung der Galle bei.

Die Galle tritt aus dem Ductus choledochus in den Darm über, wenn Fette oder Albumosen die Duodenalschleimhaut berühren.

Ist der Abfluß der Galle gehindert, so tritt Galle in die Lymphgefäße und von da in das Blut über (Gelbsucht, Icterus). Die Galle wird dann durch die Nieren ausgeschieden.

Kapitel IX. **Verdauung der Nahrung.**

Bei der Verdauung erleiden die meisten Nahrungsstoffe Veränderungen ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften, wodurch sie erst zur Resorption in das Blut und zur Assimilation geeignet werden. Denn nur wenige Nahrungsstoffe, z. B. Wasser,

Salze, Traubenzucker, können ohne weiteres Bestandteile unseres Körpers werden, während gerade die wichtigsten Nahrungsstoffe, Eiweißstoffe, Fette und viele Kohlehydrate nicht in der von der Natur uns gebotenen Form resorbiert und assimiliert werden können.

Die Organe, in denen die Verdauung vor sich geht, bilden den Verdauungsschlauch (Tractus intestinalis); er setzt sich zusammen aus Mund, Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Dickdarm.

Der eigentlichen Verdauung geht voraus eine mechanische Zerkleinerung der festen Nahrungsmittel durch Beißen und Kauen. Alsdann werden die Speisen durch den Verdauungsschlauch hindurchbewegt und dabei verdaut.

Die Verdauung selbst wird bewirkt durch die Verdauungsfermente, welche die großen Moleküle der nativen Nahrungsstoffe hydrolytisch in kleinere Moleküle spalten und auflösen. Es werden Eiweißstoffe in Proteosen und Aminosäuren, Stärke in Zucker, Fette in Fettsäuren und Glycerin gespalten.

§ 1. Mechanik der Verdauung.

1. Mechanische Veränderungen der Speisen im Munde.

Die mechanischen Vorgänge im Munde bestehen in Beißen, Kauen, Saugen.

Das **Beißen** bezweckt die Abtrennung geeigneter Stücke von festen Nahrungsmitteln.

Das Abgebissene, der Bissen, wird durch das **Kauen** zerkleinert, mehr oder weniger zu einem Brei zerrieben und mit dem schleimhaltigen Mundspeichel durchtränkt, so daß er weich, schlüpfrig und so zum Schlucken geeignet wird.

Beim Beißen und Kauen wird die untere Zahnreihe gegen die obere, d. h. der Unterkiefer gegen den Oberkiefer bewegt.

Der Unterkiefer wird gehoben (gedreht um eine durch seine beiden Gelenke gehende horizontale Achse) vom Musculus Masseter, Temporalis, Pterygoideus internus beiderseits, herabgezogen durch seine eigene Schwere und durch den vorderen Bauch des Digastricus, den Mylo- und Geniohyoideus. Beim Herabziehen wird das Zungenbein festgestellt durch Omo-, Sterno-Thyreohyoideus und Sternothyreoideus.

Der Unterkiefer wird in horizontaler Richtung nach vorne verschoben durch beide Pterygoidei externi, nach links durch den rechten Pterygoideus externus, nach rechts durch den linken Pterygoideus externus.

Der Bissen wird beim Kauen und Zermalmen durch den Buccinator von außen und durch die Zunge von innen zwischen die Zähne geschoben.

Die Zunge wird durch den Genioglossus nach unten und vorn (Herausstrecken), durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen.

Der Zungenkörper besteht aus vertikal, quer, longitudinal und schräg gerichteten Muskelfasern. Durch Kombination der Kontraktionen dieser Fasern kommen die mannigfachen Gestaltveränderungen der Zunge zu stande.

Das **Saugen** dient der Aufnahme von flüssiger Nahrung. Es wird hierzu ein negativer Druck in der Mundhöhle erzeugt und dadurch die aufzunehmende Flüssigkeit angesaugt.

In der ruhig geschlossen gehaltenen Mundhöhle herrscht schon ein negativer Druck, etwa —3 mm Quecksilbersäule.

Das Saugen geschieht in zweierlei Art:

a) entweder dadurch, daß, nach Abschluß der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle durch Erhebung des weichen Gaumens, ein Inspirationszug gemacht wird (Schlürfen),

b) oder dadurch, daß die Mundhöhle gegen die Rachenhöhle durch Andrücken des hinteren Zungenteils an den Gaumen abgeschlossen, danach der Unterkiefer gesenkt und der vordere Zungenteil nach unten und hinten gezogen wird (reines Mundsaugen).

Der negative Druck in der Mundhöhle kann beim reinen Mundsaugen bis auf 400 mm Quecksilbersäule unter Atmosphärendruck gebracht werden. Der Säugling entwickelt beim Saugen einen Druck von etwa —25 mm Quecksilbersäule.

2. Der Schluckakt.

Durch das Schlucken oder Schlingen wird die gekaute Speise in den Magen bewegt. Der Bissen wird von dem vorderen Teile der Zunge am harten Gaumen entlang auf den hinteren Teil der Zunge und hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben. Durch Reizung der dort in der Schleimhaut endigenden sensiblen Nerven löst er einen Reflex aus, der zu einer kräftigen Kontraktion der Musculi mylohyoidei, sowie der Palato- und Styloglossi führt. Dadurch wird die Zunge gehoben und nach hinten gezogen, und so die Schluckmasse nach hinten in den Pharynx gedrängt.

Damit die Schluckmasse nur in die Speiseröhre entweicht, muß die Rachenhöhle gegen den Mund, die Nase und den Kehlkopf abgeschlossen sein.

Den Verschluß gegen die Mundhöhle bildet der hintere Teil der Zunge, der dem harten Gaumen anliegt, zusammen mit den ihm dicht anliegenden vorderen Gaumenbögen.

Der Verschluß des Rachens gegen die Nase erfolgt durch Hebung und Spannung des weichen Gaumens (durch den Levator und Tensor veli palatini), Vordrängen der hinteren Rachenwand (durch den Constrictor pharyngis superior) und Annäherung der beiden hinteren Gaumenbögen gegen die Medianlinie hin (durch die Palatopharyngei).

Der Verschluß gegen den Kehlkopf geschieht dadurch, daß der Mylo- und Geniohyoideus, sowie der vordere Bauch des Digastricus das Zungenbein, mithin zugleich unter Mitwirkung des Thyreohyoideus auch den Kehlkopf heben und nach vorne ziehen, so daß Zungenwurzel und Kehldeckel den Kehlkopfeingang bedecken.

Der beschriebene erste Teil des Schluckakts erfolgt mit solcher Kraft, daß die Schluckmasse oft schon dadurch allein bis zur Cardia befördert wird; das geschieht besonders bei flüssigen und weichen Speisen. Nur feste und zu trockene Speisen bleiben zunächst noch im Rachen und Anfangsteil der Speiseröhre liegen und werden von da weiterbewegt durch den zweiten Teil des Schluckakts.

Der zweite Teil des Schluckakts, der sich an den ersten anschließt, besteht in einer peristaltischen Bewegung, d. h. in einer von oben her beginnenden und nach unten fortschreitenden Einschnürung erst des Rachens (bewirkt durch die Constrictores pharyngis), dann des Oesophagus (Kontraktion der glatten Ringmuskeln). Die nacheinander sich einschnürenden Teile des Rachens und Oesophagus schieben dabei die Schluckmasse vor sich her.

Der Uebergang der Kontraktion von Querschnitt zu Querschnitt im Oesophagus geschieht nicht durch direkte Erregungsleitung in der Muskulatur, sondern wird vom Zentralnervensystem aus vermittelt, denn bei einem durchschnittenen Oesophagus erfolgt die Kontraktion auch noch in dem unteren Stück, nachdem sie im oberen abgelaufen ist.

Die nervösen Zentren, von denen aus der Kau-, Saug- und Schluckakt ausgelöst wird, liegen im verlängerten Mark (siehe auch Kapitel XIX und XX).

3. Magenbewegungen.

Die Magenwand enthält zwei Schichten von Muskelfasern, eine äußere mit longitudinal, eine innere mit zirkulär gerichteten Fasern.

Die beiden Oeffnungen des Magens, Cardia und Pylorus, sind gewöhnlich durch ihre tonisch erregten Ringmuskeln verschlossen. Die Cardia öffnet sich durch Nachlaß des Tonus ihres Muskels in der Regel jedesmal, wenn beim Schluckakt die Schluckmasse am unteren Ende des Oesophagus angekommen ist. Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um Teile des Mageninhaltes in das Duodenum übertreten zu lassen.

Die Oeffnung des Pylorus findet nur statt, wenn das Duodenum leer ist oder wenn es Wasser, Salze oder Alkali enthält, nicht aber, wenn es Säuren oder Fette enthält.

Der Magen besteht aus zwei Teilen:

1. dem **Fundus**, der nur schwache Muskulatur besitzt,

2. dem Pylorusteil, **Antrum pylori**, der kräftig entwickelte Muskulatur hat. Der Fundus kann gegen den Pylorusteil abgeschlossen werden durch einen Ringmuskel an der Grenze beider Teile.

Entsprechend der Verteilung der Muskeln ist die Bewegung des Pylorusteils viel kräftiger als die des Fundus. Im Pylorusteil kann durch Kontraktion der Muskeln ein Druck bis zu 130 mm Quecksilbersäule hervorgerufen werden, im Fundus nur bis zu 35 mm.

Die Bewegungen des Fundus dienen hauptsächlich dazu, die Weite des Magens dem jeweiligen Inhalte anzupassen, der Pylorusteil dagegen führt peristaltische Bewegungen aus, die dazu dienen, die in den Magen gelangten Speisen mit dem Magensaft zu vermischen und den Mageninhalt in das Duodenum zu entleeren.

Die durch die Cardia später eintretende Nahrung schichtet sich gegen die im Fundus schon befindliche ab, und wird so noch nicht gleich mit dem ganzen Mageninhalt vermischt.

Der Fundus dient als Behälter, der die einmalige Aufnahme größerer Mengen von Speisen ermöglicht, um dann von seinem Inhalte allmählich an den Darm so viel abzugeben, als durch die Darmverdauung bewältigt werden kann.

Die Zeit des Aufenthaltes der Speisen im Magen ist sehr verschieden. Flüssige und weiche Speisen werden schon bald nach der Aufnahme in den Darm entleert, feste Speisen verweilen dagegen längere Zeit im Magen. Am längsten bleiben Fette und schwer verdauliche Eiweißstoffe im Magen liegen. 7—8 Stunden nach der Mahlzeit haben auch die letzten Reste der aufgenommenen Speisen den Magen verlassen. Das Lumen des Magens ist dann fast ganz verschwunden.

Vom Magen werden noch Bewegungen ausgeführt, selbst wenn er ganz aus dem Körper ausgeschnitten ist. Die normale Erregung der Magenmuskulatur scheint daher von den in der Magenwand befindlichen Nervengeflechten auszugehen. Aber auch das Zentralnervensystem beeinflußt die Magenbewegungen. Es gibt motorische und hemmende Nervenfasern für den Magen ab, die im Vagus bzw. im Splanchnicus verlaufen und deren Zentren in das verlängerte Mark, die Vierhügel und das Rückenmark verlegt werden.

Das **Erbrechen** besteht darin, daß der Mageninhalt unter Eröffnung der Cardia nach oben entleert wird. Die Entleerung erfolgt hauptsächlich durch die Bauchpresse, d. i. Kontraktion des Zwerchfells und der Bauchdeckenmuskeln, durch die der intraabdominale Druck stark gesteigert wird. Der Pylorusteil des Magens ist auch beim Brechakt beteiligt insofern, als er durch kräftige Kontraktion seinen Inhalt in den Fundus treibt.

Das Erbrechen wird hervorgebracht reflektorisch (Reizung sensibler Nerven des Rachens, des Magens, des Darmes, des Uterus) oder durch manche Arzneistoffe, die direkt auf das im verlängerten Mark gelegene Brechzentrum erregend wirken, oder durch psychische Einflüsse (Ekel).

4. Darmbewegungen.

Die Muskelhaut der Dünndarmwand besteht aus einer äußeren Schicht mit longitudinal und einer inneren mit zirkulär gerichteten Fasern. Der Dickdarm hat zirkulär gerichtete Muskelfasern und in drei bandförmigen Zügen angeordnete Längsfasern. Außerdem findet sich in der Schleimhaut des Darmes noch eine Muskelschicht, die Muscularis mucosae, die mit der Zottenmuskulatur (siehe S. 102) zusammenhängt.

Der **Dünndarm** vollführt zwei Formen von Bewegungen:

1. Peristaltische Bewegungen. Diese bestehen in periodisch auftretenden lokalen ringförmigen Einschnürungen, die durch die Kontraktion der Ringmuskeln bewirkt werden und die, vom Pylorus beginnend, sich in der Richtung zum After hin wellenähnlich fortpflanzen. Dicht vor der jeweils verengten Stelle wird der Darm immer durch Kontraktion der Längsmuskeln erweitert. Durch diese Bewegungen wird der Speisebrei (Chymus) in der Richtung vom Pylorus zum After getrieben.

Antiperistaltik (rückläufige Bewegungen) kommt im Dünndarm in der Norm nicht vor. Eine abgetrennte und danach in umgekehrter Richtung, d. i. mit vertauschten Schnitträndern in den übrigen Darm wieder eingenähte und eingeheilte Dünndarmschlinge hemmt deshalb die Fortbewegung des Darminhaltes.

2. Rhythmische Kontraktionen der Längs- und Ringmuskeln, die an einzelnen Darmschlingen hin und her gehend zur Vermischung der Speisen mit den Verdauungssäften dienen.

Die Ursache der Darmbewegungen liegt vor allem im Darm selbst, da auch ausgeschnittene Darmschlingen noch spontane Bewegungen zeigen. Die Kontraktionen werden von den in der Muskelhaut befindlichen Nervengeflechten (Auerbach's Plexus) ausgelöst, die durch den Darminhalt gereizt werden.

Außerdem sind die Darmbewegungen abhängig vom Zentralnervensystem. Der Vagus ist motorischer Nerv, der Splanchnicus Hemmungsnerv für dieselben.

Durch Dyspnoë werden die Darmbewegungen verstärkt.

Der obere Abschnitt des **Dickdarms** zeigt auch peristaltische und rhythmische, außerdem aber noch antiperistaltische und tonische Kontraktionen; letztere haben den Zweck, den Darminhalt so lange zurückzuhalten, bis er genügend aufgeschlossen und eingedickt ist. Der untere Abschnitt des Dickdarms zeigt nur seltene peristaltische Kontraktionen.

Der Rücktritt von Dickdarminhalt in den Dünndarm wird durch die Ileocöcalklappe in der Regel verhindert.

Die Dickdarmmuskeln werden vom Bauch- und Beckenplexus des Sympathicus mit Nerven versehen.

5. Kotentleerung.

Der Anus wird gegen die anrückenden Kotmassen verschlossen durch den Tonus des glatten Sphincter ani internus und des quergestreiften externus. Die Wirkung des letzteren kann verstärkt werden durch die willkürliche Kontraktion des Musculus levator ani,

der wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift. Bei der Kotentleerung erfolgt Nachlaß des Tonus der Sphinkteren.

Die Kotentleerung wird bewirkt durch peristaltische Bewegungen des Dickdarms und Mastdarms, die durch die Bauchpresse, d. i. Kontraktion des Zwerchfells und der Bauchdeckenmuskeln, unterstützt werden.

Im Beckengrund wird ein Widerhalt für die Bauchpresse geschaffen durch Kontraktion des Levator ani, der die Fascia pelvis anspannt.

Das Zentrum für die Kotentleerung liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch vom Mastdarm aus in Tätigkeit versetzt. Der Eintritt des Reflexes hängt bis zu einem gewissen Grade vom Willen ab.

Die vom Zentrum zu der Mastdarmmuskulatur gehenden motorischen und hemmenden Nerven verlaufen teils durch die vorderen Wurzeln der Lumbalnerven, das Ganglion mesentericum inferius, und den Nervus hypogastricus zum Plexus hypogastricus inferior, teils durch die Nervi erigentes, d. s. Nerven, die aus den vorderen Sakralwurzeln direkt zum Plexus hypogastricus inferior gehen.

Nach Querdurchtrennung des Rückenmarks oberhalb des Zentrums tritt noch geregelte Kotentleerung auf, die aber ganz unabhängig vom Willen ist. Nach Durchschneidung der peripheren Nerven ist die Kotentleerung weniger vollkommen geregelt.

§ 2. Chemie der Verdauung.

1. Uebersicht über die Verdauung.

Durch die Verdauung werden die Nahrungsstoffe in lösliche resorbierbare und assimilierbare Formen übergeführt.

Im **Mund** wird durch das Ptyalin und die Maltase des Speichels Stärke in Maltose, und diese in Traubenzucker gespalten.

Im **Magen** wird durch Pepsin-Salzsäure Eiweiß in Proteosen gespalten, und durch Lab Kaseïn zur Gerinnung gebracht.

Im **Darm** werden

1. durch das Trypsin des Pankreassaftes Eiweißstoffe in Peptone und diese durch das Trypsin und das Erepsin in Aminosäuren gespalten;

2. durch das Ptyalin des Pankreassaftes Stärke in Maltose, und durch die Maltase des Pankreas- und Darmsaftes, sowie durch die Invertase und Laktase des Darmsaftes die Doppelzucker in einfache Zucker gespalten;

3. durch das Steapsin des Pankreas- und Darmsaftes Fette in Glycerin und Fettsäuren gespalten und die Fettsäuren durch die Gallensäuren gelöst.

Im Dickdarm werden die Nahrungsbestandteile noch durch Fäulnisvorgänge verändert.

2. Verdauung der Kohlehydrate.

1. Spaltung der Polysaccharide in Disaccharide.

Die Stärke und die Dextrine der Nahrung werden durch das **Ptyalin** des Speichels und des Pankreassaftes in Maltose gespalten.

Das Ptyalin oder die tierische Diastase kann zu Verdauungsversuchen gewonnen werden durch Extraktion von frischen oder getrockneten Speicheldrüsen oder von Pankreas mit Wasser oder Glycerin.

Die tierische Diastase unterscheidet sich von der pflanzlichen, dem saccharifizierenden Ferment der keimenden Gerste, dadurch, daß erstere bei einer Temperatur von 40°, letztere bei 60° am stärksten saccharifizierend wirkt. Temperaturen über 60° zerstören das Ptyalin.

Bei der Bildung der Maltose aus Stärke treten Zwischenprodukte auf, die man Dextrine nennt. Diese unterscheiden sich voneinander durch ihr Verhalten gegen Jod; sie werden, je nachdem sie sich mit Jod blau, rot oder überhaupt nicht färben, Amylo-, Erythro- und Achroodextrin genannt.

Ptyalin wirkt am besten in sehr schwach saurer Lösung. Durch größere Mengen von Alkalien oder Säuren wird das Ptyalin unwirksam gemacht oder gar zerstört.

Die Wirkung des Speichelptyalins wird daher aufgehoben, sobald die verschluckten Speisen mit dem sauren Magensaft vermengt sind. Immerhin unterliegt die Stärke noch einige Zeit der Ptyalinwirkung, ja manchmal wird sie sogar größtenteils schon im Magen verdaut, weil die Sekretion des Magensaftes erst bei der Nahrungsaufnahme beginnt, mithin zunächst im Magen höchstens eine für die Ptyalinwirkung günstige, schwach saure Reaktion herrscht, und weil die verschluckten Speisen erst langsam mit dem Magensaft vermengt werden.

Die im Mund und Magen nicht verdaute Stärke wird hauptsächlich durch das Pankreasptyalin, aber auch durch die Diastase des Darmsaftes gespalten, nachdem die saure Reaktion des Speisebreis beim Uebertritt in den Darm durch die dort befindlichen alkalisch reagierenden Sekrete aufgehoben worden ist.

2. Spaltung der Disaccharide in Monosaccharide.

Die Maltose wird gespalten in Traubenzucker durch die im Speichel, Pankreassaft und Darmsaft enthaltene **Maltase.**

Im Mundspeichel findet sich nur sehr wenig Maltase, daher wird durch denselben auch nur in geringem Umfange Traubenzucker gebildet. Hauptsächlich findet die Bildung des Traubenzuckers im Darm statt.

Rohrzucker wird durch die **Invertase,** Milchzucker durch die **Laktase** des Darmsaftes in Monosaccharide gespalten.

Auch die Salzsäure des Magens wirkt etwas spaltend auf die Disaccharide.

3. Verdauung des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe werden gespalten in Albumosen, Peptone, Peptide und Aminosäuren; diese Spaltung erfolgt:

A. durch Pepsin-Salzsäure im Magen,
B. durch Trypsin und Erepsin im Darm.

A. Die Verdauung durch Pepsin-Salzsäure.

Pepsin allein, ohne freie Säure, kann die Eiweißstoffe nicht spalten; seine Wirkung tritt aber ein bei solch geringer Säurekonzentration, bei der die Säure allein noch nicht in erheblichem Umfange spaltend wirkt.

Die **Salzsäure** allein kann nämlich schon Eiweiß in Proteosen und Aminosäuren spalten, aber nur bei stärkerer Konzentration, bei Siedetemperatur oder bei längerer Wirkungszeit. Diese Wirkung der Salzsäure ist aber keine fermentartige, wie z. B. bei der Verzuckerung der Stärke, wo dieselbe Menge Säure unbegrenzte Mengen Stärke zu spalten vermag, denn bei der Eiweißspaltung wird die Salzsäure verbraucht, indem sie sich mit den Verdauungsprodukten zu den sauer reagierenden Proteosenchlorhydraten verbindet und so unwirksam wird. Das Pepsin ist dagegen als Ferment unbegrenzt wirksam.

Wie künstliche Verdauungsversuche lehren, kann die Salzsäure auch durch andere Säuren vertreten werden, doch stehen alle der Salzsäure an Wirksamkeit nach. Die häufig im Magensaft vorkommende Milchsäure, entstanden durch Gärung aus Kohlehydraten, hat demnach auch verdauende Wirkung; sie ist aber kein normaler Bestandteil des Magensaftes, daher ist ihre Beteiligung an der Verdauung nur eine zufällige.

Zur Verdauung des Eiweiß durch Pepsin ist freie Salzsäure nötig. Am günstigsten für die Verdauung ist ein Gehalt des Magensaftes von 0,2—0,4 % freier Salzsäure.

Die Acidität des Magensaftes ist kein Maß für die vorhandene freie Salzsäure, weil erstens der Magensaft freie organische Säure, besonders Milchsäure, enthalten kann, und zweitens auch die Proteosenchlorhydrate sauer reagieren. Freie Salzsäure im Magensaft ist nur das, was die Günzburgsche Reaktion gibt (siehe S. 80).

Während der lebhaften Verdauung ist im Magen aber oft keine freie Salzsäure nachweisbar, weil sie in dem Maße, wie sie sezerniert wird, auch sofort gebunden und verbraucht wird.

Die Salzsäure begünstigt auch dadurch die Verdauung, daß sie die ungelösten Eiweißstoffe mehr weniger zur Quellung bringt, indem sie stark quellbare Verbindungen mit Eiweiß bildet.

Das stark quellungsfähige Fibrin wird rascher verdaut als das wenig quellende, geronnene Eiweiß des Hühnerei, natives Eiweiß leichter als koaguliertes, tierisches leichter als pflanzliches.

Die Säure des Magensaftes hat außer der bisher erwähnten Wirkung noch ganz besondere Bedeutung als **desinfizierendes Mittel,** durch das krankheit- und fäulniserregende Mikroorganismen, die mit den Speisen in den Magen kommen können, getötet und unschädlich gemacht werden. Diese Wirkung kommt vor allem der freien Salzsäure zu, aber auch den sauer reagierenden Verbindungen der Proteosen mit Salzsäure. Nach Exstirpation des Magens ist die Erhaltung des Lebens noch möglich, wenn keimfreie Nahrung in kleinen Mengen öfter aufgenommen wird.

Die Verdauungsintensität des Magensafts nimmt mit dem Pepsingehalt zu.

Um Pepsinlösung zu Verdauungsversuchen zu gewinnen, wird Magenschleimhaut, besonders vom Fundus, mit Glycerin extrahiert oder mit 0,2 bis 0,4%iger Salzsäure digeriert.

Das Pepsin wirkt am besten bei 37° C. Es wird durch Erhitzen über 60° C., durch starken Alkohol und schon durch geringe Mengen von freiem Alkali zerstört. Letzteres erfolgt nicht bei Gegenwart von unverdautem Eiweiß, wahrscheinlich weil das Pepsin sich an festes unverdautes Eiweiß anhängt.

Die bei der Verdauung entstandenen Spaltungsprodukte wirken, wie bei allen fermentativen hydrolytischen Prozessen, so auch bei der Pepsin-Salzsäureverdauung hemmend auf die weitere Verdauung; es muß allerdings die Menge der angehäuften Proteosen schon sehr groß sein, bis es zu einem völligen Stillstand der Verdauung kommt. Dieser Einfluß der Verdauungsprodukte tritt im Magen aber wohl kaum auf, weil die Produkte immer gleich weggeschafft werden.

Die Verdauungsprodukte hemmen auch dadurch die Verdauung, daß sie die Salzsäure chemisch binden und dadurch unwirksam machen, so daß es an freier Salzsäure mangelt. Zufuhr neuer Säure bringt in dem Falle die Verdauung wieder in Gang.

Salze können die Pepsinverdauung hemmen oder aufheben durch Verhinderung der Quellung des Eiweiß oder durch Fällung des Pepsins.

Der aus dem Magen in den Darm übergetretene saure Speisebrei wird neutralisiert durch die alkalisch reagierenden Sekrete im Darm. Dann hört die Wirkung des Pepsins auf, die Wirkung des Trypsins und des Erepsins fängt an.

B. Die Verdauung durch Trypsin und Erepsin.

Trypsin spaltet fast alle Eiweißstoffe, **Erepsin** nur die Proteosen sowohl bei neutraler, wie bei schwach saurer oder alkalischer Reaktion. Für die Trypsinverdauung ist es günstig, wenn die Pepsineinwirkung vorausgegangen ist.

Um Trypsinlösungen zu Verdauungsversuchen zu erhalten, wird das Pankreas mit verdünnter Essigsäure digeriert und dann mit Glycerin extrahiert.

C. Unterschiede der Pepsin-Salzsäureverdauung und der Trypsinverdauung.

Trypsin wirkt intensiver verdauend, als Pepsin, denn bei der Pepsinverdauung entstehen als Endprodukte nur sekundäre Albumosen und Peptone, bei der Trypsinverdauung dagegen Peptide und Aminosäuren.

Als Zwischenprodukte entstehen:

Bei der Pepsin-Salzsäureverdauung: ein durch Hitze koagulierbarer Eiweißstoff, Acidalbumin und primäre Albumosen;

Bei der Trypsinverdauung: auch ein durch Hitze koagulierbarer Eiweißstoff, nicht aber Acidalbumin und primäre Albumosen, sondern gleich sekundäre Albumosen und Peptone.

Bei sehr lange dauernder künstlicher Verdauung entstehen auch unter der Einwirkung des Pepsins aus den Peptonen noch Aminosäuren. Von

physiologischer Bedeutung ist diese weitgehende Spaltung aber nicht wegen der relativ kurzen Zeit der Verdauung im Magen.

Durch das Trypsin wird aber auch bei der normalen Verdauung im Darme mindestens der größte Teil des Eiweiß in Aminosäuren gespalten. An dieser Spaltung ist auch das Erepsin des Darmsaftes beteiligt.

Von den Proteïden wird Nucleïn durch Pepsin schwer, durch Trypsin leicht verdaut.

Die bei Spaltung der Nucleïne entstandene Nucleïnsäure wird durch ein besonderes Ferment, die Nuclease, weiter gespalten, dessen Vorkommen im Darm allerdings fraglich ist.

Die übrigen Proteïde außer den Nucleïnen werden durch Magensaft erst in ihre Komponenten gespalten, nachher wird das abgespaltene Eiweiß wie die Proteïne verdaut.

Von den Albuminoiden wird
Kollagen nur durch Pepsin,
Elastin schwer durch Pepsin, leichter durch Trypsin,
Leim sowohl durch Pepsin, wie durch Trypsin verdaut.

Das Kollagen geht bei der Pepsinverdauung erst unter Quellung in Leim über.

Selbstverdauung des Magens. Wird ein Stück ausgeschnittener Magenschleimhaut mit 0,2%iger Salzsäure bei 40⁰ digeriert, so verdaut es sich selbst. Daß in der Norm die Magenschleimhaut sich nicht selbst verdaut, wird dadurch erklärt, daß in derselben ein die Wirkung des Pepsins aufhebendes Antiferment, das Antipepsin, enthalten ist. Ebenso soll die Darmwand vor der Trypsineinwirkung durch ein Antitrypsin geschützt sein. Eine antitryptische Wirkung kommt auch dem Blutserum zu.

4. Die Gerinnung des Kaseïns.

Das Kaseïn der Milch gerinnt im Magen, bevor es verdaut wird. Die Gerinnung wird bewirkt durch das **Lab** oder **Chymosin**, durch welches das Kaseïn umgewandelt wird in Parakaseïn; letzteres verbindet sich mit Kalk zu einer unlöslichen Verbindung, dem Käse.

Für die Kaseïngerinnung ist daher Anwesenheit von löslichen Kalksalzen erforderlich; sie kann gehemmt werden durch Ausfällen der Kalksalze, z. B. mittels oxalsaurer Salze aus der Milch. Auch gekochte Milch gerinnt nicht, weil beim Kochen Kohlensäure entweicht und infolgedessen Calciumsalze ausgefällt werden.

Das Lab ist nicht nur in saurer, sondern auch in neutraler und schwach alkalischer Lösung wirksam.

Das Lab, das zur Käsebereitung benützt wird, wird gewonnen durch Extraktion von Kälbermagen.

Ueber den Zweck der Milchgerinnung siehe S. 104.

5. Verdauung der Fette.

Die Neutralfette werden durch das **Steapsin** oder die Lipase des Pankreassaftes unter Wasseraufnahme gespalten in Glycerin und Fettsäuren.

Sobald durch diese Spaltung etwas Fettsäure gebildet ist, findet unter der Einwirkung der Soda des Darminhaltes eine Seifenbildung statt, die zur Emulgierung der noch vorhandenen neutralen Fette führt. Hierdurch wird die Oberfläche des Fettes sehr vergrößert; so werden die Fette der weiteren Einwirkung des Steapsins leichter zugängig gemacht und nun weiter gespalten. Ein Teil der Neutralfette kann aber auch ungespalten in emulgierter Form resorbiert werden.

Bei Ausschaltung der Steapsinwirkung durch Pankreasexstirpation ist die Ausnützung der gewöhnlichen Nahrungsfette beträchtlich herabgesetzt, nicht aber die Ausnützung des Milchfettes, da dies fein emulgierte Fett entweder als solches resorbiert oder noch leicht durch das fettspaltende Ferment des Darmsaftes und durch die Fäulnis gespalten wird.

Gelegentlich im Magen beobachtete Fettverdauung ist durch Uebertreten von Pankreassaft in den Magen bedingt.

Auch Lecithin wird durch den Pankreassaft gespalten, nicht aber Cholesterinfettsäureester.

Von den Spaltungsprodukten des Fettes ist das Glycerin in Wasser löslich; die Fettsäuren werden teils dadurch gelöst, daß sie mit der Soda des Darminhaltes lösliche Natronseifen bilden, teils werden sie aber als freie Fettsäuren gelöst durch die **Gallensäuren**; diese sind imstande, bei Gegenwart von Soda freie Fettsäuren zu lösen, indem sie zuerst die Oelsäure lösen und indem danach in der Mischung von Gallensäuren und Oelsäure auch die schwer schmelzbaren Fettsäuren, Palmitin- und Stearinsäure teils frei, teils nach Ueberführung in Seife gelöst werden. 100 g Galle können bis zu 19 g Fettsäure lösen.

Bei Menschen und Tieren mit Gallenfisteln, bei denen die Galle nach außen abfließt, werden die Fette sehr schlecht ausgenützt.

Die Galle befördert die Verdauungsvorgänge auch dadurch, daß sie die Umwandlung des Steapsinogens in Steapsin bewirkt, die Einwirkung des Steapsins unterstützt, weil sie die Fette für Wasser benetzbar macht, und durch ihren Sodagehalt die Magensäure neutralisieren und die Fette emulgieren hilft.

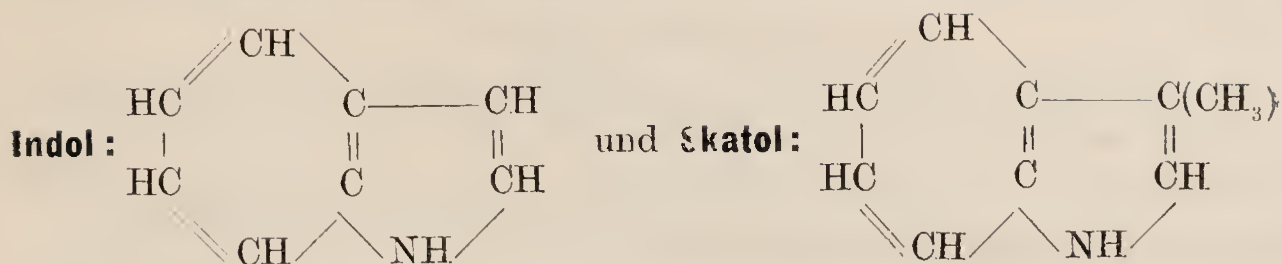
6. **Darmfäulnis** und **Darmgärung.**

Im Darmkanal, besonders im Dickdarm, gehen Fäulnis- und Gärungsprozesse vor sich, die durch Mikroorganismen bewirkt werden, und die auch chemische Veränderungen des Darminhaltes zur Folge haben.

Aus **Proteosen** entstehen bei der Fäulnis wie bei der Verdauung Aminosäuren, und aus diesen:

1. Fettsäuren, aromatische Säuren, Methan, Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Kohlensäure Wasserstoff.

2. Phenol, Parakresol, sowie



Die Fette werden durch die Darmfäulnis in Glycerin und Fettsäuren gespalten und letztere teilweise noch weiter in niederere Fettsäuren zerlegt.

Aus **Kohlehydraten** entstehen durch Gärung Alkohol, Milchsäure, Essigsäure, Bernsteinsäure, Kohlensäure, Methan. Stärke wird teilweise vorerst verzuckert. Auch die unverdauliche Cellulose unterliegt der Darmgärung. Durch die Zersetzung der Cellulose können die von ihr eingeschlossenen Nahrungsstoffe noch den Verdauungssäften zugängig gemacht werden. Die Cellulose wird auch noch durch die aufeinander folgenden Wirkungen der Salzsäure im Magen und der Soda im Darm aufgeschlossen.

Von den Veränderungen der Bestandteile der Verdauungssäfte durch die Fäulnis seien erwähnt: die Bildung des Dyslysin aus Cholalsäure und die Bildung des Kotfarbstoffs Sterkobilin aus den Gallenfarbstoffen.

7. Kotbildung und Ausnützung der Nahrungsstoffe.

Zusammensetzung des Kotes:

Die unverdauten und die nicht resorbierten Reste der Nahrung und der Verdauungssekrete werden als **Kot** (Fäces) durch den After entleert. Der Kot enthält:

1. Reste der Nahrung: Pflanzenreste, Muskelfasern, Bindegewebsteile, Kaseïnflocken, Keratin, Nucleïn, Stärkekörner, Fett, Hämatin.

2. Reste der Verdauungssekrete: Cholalsäure, Gallenfarbstoffe, Cholesterin, Lecithin, Mucin, Fermente.

3. Produkte der Darmfäulnis: Indol, Skatol, Schwefeleisen, Schwefelammonium, Fettsäuren, Dyslysin, Sterkobilin. Mit dem Kot werden auch die gasförmigen Produkte der Darmfäulnis entleert (Methan, Schwefelwasserstoff).

4. Abgestoßene Darmepithelzellen und deren Zerfallsprodukte.

5. Parasiten und Spaltpilze.

Die Asche des Kotes enthält besonders Phosphorsäure, Kalk und Eisen.

Die Reaktion des Kotes kann neutral, sauer oder alkalisch sein. Sein Geruch ist durch Indol, Skatol und andere flüchtige Substanzen bedingt. Die Farbe des Kotes ist gewöhnlich hell- oder dunkelbraun;

sein Farbstoff ist das bei der Darmfäulnis aus Bilirubin entstandene Sterkobilin.

Im Dickdarm wird der Kot gebildet, durch Wasserresorption eingedickt und zu Kotballen geformt.

Die Menge des täglich abgegebenen Kotes beträgt etwa 120 bis 150 g mit 30—37 g Trockensubstanz.

Ausnützung der Nahrungsstoffe:

Der Kot enthält unverdaute Nahrungsstoffe; demnach werden nicht alle aufgenommenen Nahrungsstoffe vom Körper ausgenützt. Um den Grad der Ausnützung zu bestimmen, zieht man von der in den Mund eingeführten Menge eines Nahrungsstoffes den im Kot wieder erschienenen Teil ab. Da sich indes dieser Teil allein nicht genau genug bestimmen läßt, so fehlen uns ganz sichere Daten über den Grad der Ausnützung. Die Ausnützung der Nahrungsmittel muß berücksichtigt werden bei der Berechnung der Kost des Menschen.

Die tierischen Nahrungsmittel werden besser ausgenützt als die pflanzlichen. Es werden ungefähr resorbiert:

	Eiweiß	Fett	Kohlehydrat
von Fleisch und Ei	97 %	95 %	—
„ Milch	94 %	96 %	100 %
„ Weißbrot	80 %	—	99 %
„ Schwarzbrot, Kartoffeln . .	70 %	—	90 %
„ gelben Rüben	60 %	—	80 %.

Die Ursachen der schlechteren Ausnützung der pflanzlichen Nahrung sind folgende:

1. Der Zutritt der Verdauungssäfte zu den Nahrungsstoffen ist bei Vegetabilien vielfach durch die Cellulosehüllen, in denen die Nahrungsstoffe eingeschlossen sind, gehindert.

Pflanzliche Nahrungsmittel werden daher um so besser ausgenützt, je mehr die Nahrungsstoffe durch die Zubereitung von ihren Cellulosehüllen befreit sind.

2. Die Cellulose regt, wahrscheinlich durch mechanische Reizung, die Darmperistaltik an; die pflanzlichen Nahrungsmittel werden daher schneller durch den Darm bewegt, als die tierischen, und zwar so schnell, daß sie schon wieder ausgestoßen werden, bevor sie ganz ausgenützt sind.

Kapitel X. **Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe.**

1. Allgemeines über die Resorption und Assimilation.

Resorption nennt man die Aufnahme der verdauten Nahrungsstoffe durch die Darmschleimhaut und ihre Weiterbeförderung durch Blut und Lymphe zu den Geweben und Organen des Körpers.

Assimilation nennt man die chemischen Veränderungen, welche die resorbierten Nahrungsstoffe erleiden, bis sie Bestandteile der Zellen und Gewebe werden.

Da die unlöslichen oder nicht diffusiblen Nahrungsstoffe durch die Verdauung löslich und diffusibel werden, so spielen wahrscheinlich Osmose und Diffusion bei der Resorption eine Rolle. Indes lassen sich doch gerade die wichtigsten Resorptionsvorgänge nicht aus den Gesetzen der Osmose und der Diffusion allein erklären. Resorption findet nämlich auch statt, wenn keine Konzentrationsdifferenz zwischen Blut und Darminhalt besteht. Z. B. wird Blutserum, das man einem Tier entzieht und dann in den Darm desselben Tieres bringt, gut resorbiert. Auch werden Stoffe resorbiert, für die die Darmepithelzellen osmotisch undurchlässig sind.

Die Triebkraft, die diese Resorption bewirkt, muß auf der aktiven Beteiligung der Epithelzellen an dem Resorptionsvorgang beruhen. Denn die Resorption gestaltet sich entsprechend den Gesetzen der Osmose, wenn man die Darmepithelzellen durch Eingabe von Fluornatrium lähmt.

Mit der Resorption ist in vielen Fällen schon in der Darmwand Assimilation verknüpft.

Der **Ort der Resorption** ist hauptsächlich der Darm, weniger der Magen.

Im M a g e n wird reines Wasser gar nicht resorbiert, sondern im Gegenteil Wasser von der Magenschleimhaut an den Mageninhalt abgegeben. Wässerige Lösungen von Salzen, Zucker und Peptonen werden resorbiert, wenn sie sehr konzentriert sind. Die Resorption im Magen wird begünstigt durch Gewürze (Kochsalz, Senföl, Pfefferminz, Pfeffer), Kohlensäure, Alkohol, Narcotica.

Im D ü n n d a r m, der Hauptstätte der Resorption, ist die resorbierende Oberfläche sehr groß. Die Zotten der Dünndarmschleimhaut bedingen nämlich, daß die resorbierende Oberfläche etwa 23 mal

größer ist, als wenn die Schleimhaut einfach glatt ohne Zotten gebaut wäre. Auf 1 cm^2 der Dünndarmschleimhaut kommen 2500 Zotten.

Das Epithel der Dünndarmschleimhaut ist Zylinderepithel. Die Zellen tragen auf der nach dem Darmlumen gerichteten Oberfläche einen feinstreifigen Saum. Jede Zotte enthält in ihrem Inneren ein zentrales Chylusgefäß. Zwischen diesem und der Epithelschicht der Zotten liegen die Blutgefäße, ein Kapillarnetz mit zuführender Arterie und abführender Vene. Das Chylusgefäß ist umgeben von glatten Muskelfasern, die durch ihre Kontraktion die Zotte verkürzen, dadurch das Chylusgefäß zusammendrücken und so die Entleerung des Chylus in die Lymphbahnen fördern.

Im Dickdarm findet auch noch erhebliche Resorption statt. Unter anderem geht hier die Wasserresorption vor sich, durch die der Darminhalt eingedickt wird. Manche Nahrungsstoffe werden im Dickdarm sogar resorbiert, wenn sie in löslicher Form vom After her als „ernährende Klystiere" eingeführt sind.

Die **Abzugswege der resorbierten Nahrungsstoffe** aus dem Darm sind die Pfortader und der Ductus thoracicus. Aus dem Mastdarm werden Stoffe auch durch die Vena hypogastrica abgeführt.

Durch die Pfortader werden das Wasser, die Salze, der Zucker und das Eiweiß, durch die Lymphgefäße die Fette abgeführt.

Das Wasser, die Salze und der Zucker gelangen nach dem Durchgang durch die Epithelschicht in die Blutkapillaren, die dicht unter der Epithelschicht liegen, und werden von da aus mit dem Blute durch die Pfortader abgeführt.

Das Pfortaderblut enthält während der Kohlehydratresorption immer mehr Zucker, als das arterielle Blut.

Nur bei Aufnahme sehr großer Wasser- und Zuckermengen gelangt ein Teil des Wassers und des Zuckers auch in die Lymphbahnen. Bei Tieren hat man nämlich beobachtet, daß die aus dem Ductus thoracicus ausfließende Lymphmenge nur nach Eingabe sehr großer Flüssigkeitsmengen vermehrt ist, und daß während der Resorption der Kohlehydrate eine Zunahme des Zuckergehaltes im Chylus nur nach Einfuhr großer Mengen konzentrierter Zuckerlösung in den Darm auftritt.

Beobachtungen an einem Menschen mit einer Fistel der Cisterna chyli, aus der der ganze Chylus ausfloß, haben auch ergeben, daß im Chylus höchstens Spuren des resorbierten Zuckers wiederzufinden sind.

Das resorbierte Eiweiß gelangt auch in die Pfortader, denn bei Tieren, denen der Ductus thoracicus unterbunden ist, sind die Eiweißernährung und der Eiweißstoffwechsel nicht gestört.

In dem Chylus, der aus der Fistel der Cisterna chyli in dem erwähnten Falle ausfloß, war der Eiweißgehalt während der Eiweißresorption nicht gesteigert.

Die Fettsäuren und das Glycerin werden bei der Resorption schon in der Darmwand wieder zu Fetten vereinigt, und diese gehen größtenteils in die Lymphbahnen über. Die Lymphbahnen und der

Ductus thoracicus sehen während der Fettresorption weiß aus wegen der milchigen Trübung des Chylus durch die resorbierten emulgierten Fette.

Da übrigens im Chylus, der während der Fettverdauung aus dem Ductus thoracicus oder aus einer Chylusfistel ausfließt, nicht alles aufgenommene Fett wiedergefunden wird, so ist anzunehmen, daß ein Teil der Fette doch auch durch die Blutgefäße abgeführt wird.

2. Resorption und Assimilation der Eiweißstoffe.

Da die resorbierten Eiweißverdauungsprodukte im Blute nicht sicher nachzuweisen sind, so nimmt man an, daß sie schon in der Darmwand verändert werden.

Injiziert man Proteosen in das Gefäßsystem, so werden sie sogar größtenteils schnell durch den Harn ausgeschieden.

In der Darmwand werden wahrscheinlich aus einem großen Teil der resorbierten Peptide und Aminosäuren Proteïne gebildet. Man kann einen Ansatz von Proteïnen im Körper erzielen, wenn man in der Nahrung nicht Eiweiß selbst, sondern ein durch künstliche Verdauung zu erhaltendes Gemisch der Peptide und Aminosäuren des Eiweißes dem Körper zuführt. Hier muß also das genuine Körpereiweiß aus den verfütterten Peptiden und Aminosäuren entstanden sein.

Ein Teil der resorbierten Aminosäuren wird vielleicht aber schon in der Darmwand und in der Leber weiter abgebaut.

Manche löslichen genuinen Eiweißstoffe können auch als solche resorbiert werden, ohne erst verdaut zu sein.

Man hat beobachtet, daß solche Eiweißstoffe, in isolierte Darmschlingen verbracht, rasch und vollständig resorbiert wurden, ohne daß man zu irgend einer Zeit Eiweißverdauungsprodukte hätte nachweisen können.

Einige dieser unverdaut resorbierbaren Eiweißstoffe, z. B. arteigene Serumeiweißstoffe, werden, wenn sie als solche resorbiert oder direkt in das Blut injiziert sind, auch assimiliert und im Haushalt des Körpers verwendet, andere, z. B. Kaseïn, Eieralbumin, Hämoglobin, werden in diesem Falle dagegen rasch durch den Harn wieder ausgeschieden.

Werden diese Eiweißstoffe mit der Nahrung aufgenommen, so werden sie, obwohl schon an sich resorbierbar, doch meist verdaut; diese Verdauung ist zweckmäßig, weil aus den Spaltungsprodukten der unverdaut nicht assimilierbaren Eiweißstoffe in der Darmwand andere Eiweißstoffe aufgebaut werden, welche dem Organismus arteigen sind und die er in seinem Stoffwechsel verwerten kann.

Gelöstes Eieralbumin, in mäßigen Mengen mit der Nahrung eingeführt, wird vollständig verdaut; nur wenn es in großen Mengen eingeführt wird,

wird es zum Teil unverdaut resorbiert, gelangt aber dann wieder im Harn zur Ausscheidung.

Kaseïn und Hämoglobin, mit der Nahrung eingeführt, werden im Magen gefällt und sind daher nicht resorbierbar, ohne durch die Verdauung gespalten und in der Darmwand zu neuem Eiweiß aufgebaut zu werden. Die Kaseïngerinnung durch das Lab ist also zweckmäßig, denn würde das Kaseïn nicht gefällt, so könnte es als solches resorbiert werden, aber durch den Harn wieder verloren gehen.

Die Verdauung schützt auch den Organismus gegen die giftigen Wirkungen, welche unverdaut resorbiertes artfremdes Eiweiß entfalten könnte.

Mit dem Blute gelangen die resorbierten Eiweißstoffe zu den Organen, wo sie zum Aufbau der Gewebe verwendet werden.

Nach reichlicher Eiweißzufuhr findet zunächst ein Eiweißansatz in der Leber statt, deren Gewicht dabei erheblich zunimmt.

3. Resorption und Assimilation der Fette.

Aus den Fettsäuren, resp. Seifen, und dem Glycerin, die durch die Spaltung der Fette bei der Verdauung entstehen und unter Mitwirkung der Galle gelöst werden, werden in der Darmschleimhaut wieder Neutralfette gebildet.

Auch nach Fütterung von freien Fettsäuren oder Seifen findet man im Chylus, in dem die resorbierten Fette aus dem Darm abfließen, Neutralfett; in diesem Falle wird das zur Bildung der Neutralfette nötige Glycerin von der Darmwand selbst geliefert. Nach Eingabe von Fettsäureäthylestern erscheinen ferner die entsprechenden Fettsäureglycerinester im Chylus.

Die Resorption der Seifen erfolgt in den unteren Dünndarmabschnitten. In den oberen kann aber auch im Stoffwechsel verwertbares Neutralfett in emulgierter Form resorbiert werden, nicht aber Lanolin und Paraffin.

Die Bildung der Neutralfette erfolgt in den Epithelzellen. Während der Fettresorption findet man die Darmepithelzellen erfüllt mit Fetttröpfchen von verschiedener Größe.

Aus den Darmepithelzellen gelangt das Fett in emulgierter Form in den Chylus, und mit diesem durch den Ductus thoracicus in das Blut. Die resorbierten Fette werden, soweit sie nicht gleich der Verbrennung anheimfallen, in den Zellen des Fettgewebes als Körperfett abgelagert.

Der Fettgehalt des Blutes ist während der Fettresorption etwas größer, als in der Nüchternheit. Außerdem nimmt aber auch der Fettgehalt des Blutes im Hunger zu, weil dann das aufgespeicherte Fett aus dem Fettgewebe durch das Blut nach den Verbrennungsstätten transportiert wird.

Unmittelbar nach fettreichen Mahlzeiten findet man auch in den Leberzellen beträchtliche Mengen von Fett (physiologische Fettinfiltration), das aber nach kurzer Zeit daraus wieder verschwindet.

4. **Resorption und Assimilation der Kohlehydrate.**

Die Kohlehydrate gelangen als Monosaccharide in das Pfortaderblut und mit diesem in die Leber.

Rohrzucker und Milchzucker werden nicht als solche, sondern in ihre einfachen Zucker gespalten resorbiert. Wenn sie direkt in das Blut injiziert werden, so werden sie durch den Harn ausgeschieden.

Von den Leberzellen werden die Monosaccharide in ein Polysaccharid, das **Glykogen**, umgewandelt und abgelagert. Zweck der Glykogenbildung ist, eine Ueberladung des Blutes mit Zucker zu hindern. Uebersteigt der Zuckergehalt des Blutes eine gewisse Grenze (0,15 %), so wird der überschüssige Zucker durch den Harn ausgeschieden. Das kommt auch bei normaler Leberfunktion nach übermäßiger Zuckerresorption vor (alimentäre Glykosurie).

Der Zuckergehalt des Pfortaderblutes ist während der Kohlehydratresorption und Glykogenbildung größer als der des arteriellen und Lebervenenblutes.

Glykogen entsteht aus Traubenzucker, Lävulose und Galaktose. Das aus Lävulose und Galaktose gebildete Glykogen ist mit dem aus Dextrose gebildeten identisch. Bei der Bildung des Glykogens aus Lävulose und Galaktose werden diese beiden Zucker in Dextrose umgewandelt, denn bei der Spaltung des Glykogens entsteht nur Dextrose.

Glykogenbildung ist auch beobachtet worden bei künstlicher Durchblutung der Schildkrötenleber mit Ringerlösung, der die Glykogenbildner zugesetzt waren. In solchen Versuchen ist auch Glykogenbildung aus Glycerin beobachtet worden.

Unter Umständen wird auch aus Eiweiß Glykogen gebildet.

Die Menge des in der Leber vorhandenen Glykogens ist abhängig vom Ernährungszustand und vom Stoffverbrauch. Nach längerem Hunger sowie nach angestrengter Muskeltätigkeit und starker Wärmeabgabe ist die Leber nahezu glykogenfrei. Nach reichlicher Fütterung mit Kohlehydraten steigt der Glykogengehalt der Leber bis auf 18 %.

Die glykogenfreie Leber ist klein und sieht dunkelrot aus; die glykogenreiche Leber ist groß, ockerfarben. Die glykogenreiche Leber kann das dreifache Gewicht der glykogenarmen haben, was nicht allein durch einen größeren Glykogengehalt, sondern auch durch einen größeren Gehalt an Trockensubstanz überhaupt und vor allem an Wasser bedingt ist.

Das Glykogen ist in den Leberzellen in Schollen abgelagert. Wenn man die Leber in kleine Stücke zerschneidet und in kochendes Wasser einträgt, so löst sich ein großer Teil des Leberglykogens.

Das Glykogen wird im Bedarfsfalle durch ein Ferment der Leberzellen wieder in Traubenzucker gespalten, der, an das Lebervenenblut abgegeben, mit dem Blute in die Gewebe gelangt. Der

Zuckergehalt des Lebervenenblutes ist in diesem Falle größer als der des arteriellen und Pfortaderblutes.

Wie in der Leber werden auch in anderen Organen, besonders in den Muskeln, Kohlehydrate in Form von Glykogen aufgestapelt, um im Bedarfsfalle, z. B. bei Arbeitsleistung verbraucht zu werden.

Ueberschüssige Kohlehydrate der Nahrung werden, soweit sie nicht gleich im Harn ausgeschieden werden, im Körper durch Reduktion und Synthese in Fett verwandelt und so abgelagert.

Bei der Zuckerharnruhr, dem **Diabetes mellitus** ist die Glykogenanhäufung gestört, es kommt deshalb zu solcher Ueberladung des Blutes mit Zucker, daß er durch die Nieren ausgeschieden wird. Man unterscheidet zwei Formen von Diabetes, eine leichte, bei der nur nach Kohlehydrataufnahme Zucker im Harn auftritt, und eine schwere, bei der auch bei kohlehydratfreier Nahrung Zucker ausgeschieden wird; in letzterem Falle entsteht der Zucker aus Eiweiß, vielleicht auch aus Fett.

Bei der leichten Form des Diabetes und auch manchmal bei der schweren Form wird die Lävulose und das Inulin, d. i. das Polysaccharid der Lävulose, besser verwertet im Organismus, als die Dextrose.

Künstlich läßt sich Diabetes erzeugen

1. durch den sogenannten Zuckerstich (Piqûre), d. i. Verletzung einer Stelle im verlängerten Mark am hinteren Ende der Rautengrube. Dies deutet darauf hin, daß die Zuckerbildung in der Leber vom Zentralnervensystem abhängig ist; nach Durchschneiden des Splanchnicus ist die Piqûre unwirksam;

2. durch Exstirpation des Pankreas (siehe Kapitel XII);

3. durch verschiedene Gifte: Phloridzin, Curare, Phosphor, Sublimat, Adrenalin u. a.

Bei dem Diabetes nach Piqûre und nach Pankreasexstirpation ist die Leberfunktion gestört, der Zuckergehalt des Blutes vergrößert. Bei Phloridzindiabetes ist dagegen der Zuckergehalt des Blutes nicht gesteigert; hier scheint die Ursache des Diabetes darin zu liegen, daß durch Phloridzin die Nieren durchlässiger für Zucker gemacht sind.

Außer den Verdauungsprodukten der Nahrungsstoffe werden auch Bestandteile der Verdauungssekrete im Darmkanal resorbiert, z. B. die gallensauren Salze, die, in die Leber gelangend, die Gallensekretion anregen, ferner Verdauungsfermente: Pepsin, Trypsin und Ptyalin werden, wenn resorbiert, im Harn wieder ausgeschieden.

Ferner werden die Produkte der Darmfäulnis zum Teil resorbiert. Einige derselben werden danach in der Leber in andere Verbindungen übergeführt: Ammoniak in Harnstoff, die Phenole sowie das aus Indol und Skatol entstandene Indoxyl und Skatoxyl in Aetherschwefelsäuren und Glykuronsäureester, die dann als Alkalisalze im Harn ausgeschieden werden (s. S. 108). Giftige Fäulnisprodukte (Ammoniak, Phenole) werden so durch die Leber entgiftet. Die Leber schützt ferner den Organismus vor resorbierten Giften, indem

sie organische Gifte (Alkaloide) zerstört, und indem sie metallische Gifte (Arsen, Antimon, Blei) zurückhält und durch die Galle zur Ausscheidung bringt.

Nicht nur die Magendarmschleimhaut, sondern auch andere Schleimhäute vermögen gelöste Substanzen zu resorbieren; letztere Resorption hat aber keine physiologische Bedeutung.

Subkutane Injektion der Nahrungsstoffe.

Manche Nahrungsstoffe können im Haushalt des Körpers auch dann verwertet werden, wenn man sie in geeigneter Form parenteral, d. h. mit Umgehung des Verdauungskanals direkt in die Gewebesäfte bringt. Das ist z. B. der Fall bei subkutaner oder intravenöser Injektion von arteigenem Serumeiweiß, von Fett und von Traubenzucker.

Anhang: **Resorption durch die Haut.**

Die unversehrte Haut ist für wäßrige Lösungen solcher Stoffe, die nicht zerstörend auf das Hautgewebe wirken, undurchlässig. Dies beruht auf dem **Hauttalg**; derselbe besteht hauptsächlich aus Cholesterinestern der Fettsäuren und aus wachsähnlichen Stoffen.

Die Cholesterinester des Hauttalgs entstehen hauptsächlich aus zerfallenen Epidermiszellen, den wachsähnlichen Substanzen in den Talgdrüsen. Diese bestehen aus einem Drüsenkörper, der aus einer Anzahl von Säckchen gebildet ist. Die Zellen der Drüsensäckchen sind außen kubische, in lebhafter Teilung begriffene Zellen, innen große rundliche Zellen, die den Drüsensack ganz ausfüllen und die durch ihren Zerfall das Sekret bilden. Der Drüsengang mündet in den Haarfollikel.

Durch den Hauttalg werden Haut und Haare auch geschmeidig gemacht.

Substanzen, welche im Hauttalg löslich sind, können durch die Haut resorbiert werden.

Kapitel XI. **Harnsekretion.**

Von den Endprodukten der physiologischen Verbrennung werden die Kohlensäure und zum Teil auch das Wasser gasförmig durch die Lungen ausgeschieden, die übrigen Verbrennungsprodukte kommen hauptsächlich im Harn, dem Sekret der Nieren, zur Ausscheidung.

1. Zusammensetzung des Harns.

Der Harn des Menschen, eine gelb bis rotbraun gefärbte Flüssigkeit, reagiert in der Regel sauer (durch saures Natriumphosphat), nur nach Aufnahme von viel vegetabilischer Nahrung mit pflanzensauren Salzen, die im Körper zu kohlensauren Salzen verbrennen, neutral oder alkalisch. Er reagiert ferner alkalisch zur Zeit der regsten Magenverdauung, weil infolge der Salzsäurebildung im Magen

die Alkalinität des Blutes zunimmt und der Alkaliüberschuß zur Ausscheidung von alkalisch reagierenden Salzen im Harne führt.

Alkalisch reagiert auch Harn, in dem bei längerem Stehen Fäulnis eingetreten ist, wobei Harnstoff in Ammoniumkarbonat umgewandelt wird (alkalische Harngärung). Alkalisch reagierender Harn ist getrübt durch Niederschläge von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk, von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und harnsaurem Ammoniak.

Der frische saure Harn enthält etwas Schleim, der sich beim Stehen als leichte Trübung (Nubecula) absetzt.

Die Menge und die Konzentration des ausgeschiedenen Harns schwankt sehr; durchschnittlich werden beim Erwachsenen täglich 1,5 Liter Harn mit 4 % Trockensubstanz, von 1,017 spez. Gewicht und 1,5° Gefrierpunktserniedrigung ausgeschieden. Der Harn enthält:

a) **stickstoffhaltige Endprodukte** des Stoffwechsels:

Harnstoff (2,3 %; 30 g täglich),
Kreatinin (0,15 %; 2 g täglich),
Harnsäure (0,07 %; 1 g täglich, als saure Alkalisalze),
Ammoniaksalze (0,04 %),
Purinbasen und Hippursäure in Spuren.

Vom Harnstickstoff entfallen 75—98 % auf Harnstoff.

Das Verhältnis des Harnstoff-Stickstoffs zum Gesamtstickstoff des Harns ist am größten bei nucleïnarmer Eiweißnahrung, kleiner bei fett- und kohlehydratreicher Kost, am kleinsten im Hunger. Das Verhältnis des Stickstoffgehaltes zum Kohlenstoffgehalt des Harnes ist durchschnittlich etwa 1 : 0,72.

Zur Darstellung des Harnstoffs aus Harn wird dieser stark eingedampft, und dann mit Salpetersäure versetzt, wobei sich Kristalle von salpetersaurem Harnstoff abscheiden (siehe S. 30).

Die Harnsäure scheidet sich kristallinisch aus, wenn man Harn mit $^1/_{10}$ seines Volums konzentrierter Salzsäure versetzt in der Kälte stehen läßt. Diese Ausscheidung findet in sehr konzentriertem und stark saurem Harn auch ohne Salzsäurezusatz statt (Sedimentum lateritium, siehe S. 32).

b) **Salze** (etwa 1,5 %), hauptsächlich Kochsalz (etwa 1 %), in geringeren Mengen Phosphate und Sulfate, Spuren von Oxalaten; unter den Basen außer Natron noch Kali, Magnesia, Kalk; ferner in Spuren Eisen.

Außer in den Sulfaten findet sich die Schwefelsäure des Harns als Aetherschwefelsäure mit Benzolderivaten verbunden vor, z. B. als:

Phenolschwefelsaures Kalium . . . . . $C_6H_5 . O . SO_2 . OK$
Kresolschwefelsaures Kalium . . . . . $C_7H_7 . O . SO_2 . OK$
Indoxylschwefelsaures Kalium, Harnindican $C_8H_6N . O . SO_2 . OK$
Skatoxylschwefelsaures Kalium . . . . $C_9H_8N . O . SO_2 . OK$

Zum Nachweis des Indicans wird Harn mit gleicher Menge konz. Salzsäure und wenig Chlorkalklösung versetzt; es entsteht Indigo, der mit Chloroform ausgeschüttelt werden kann.

Phenole, Indoxyl und Skatoxyl kommen auch in geringen Mengen mit Glykuronsäure, $CHO—(CHOH)_4—COOH$, gepaart im Harn vor.

Die Benzolderivate, die sich mit Schwefelsäure oder Glykuronsäure paaren, stammen aus dem Darm, in dem sie bei der Eiweißfäulnis entstehen.

Phenole, Indol und Skatol, welch letztere nach der Aufnahme in den Körper zu Indoxyl und Skatoxyl oxydiert werden. Der Harn enthält ferner Oxyphenylessigsäure und Oxyphenylpropionsäure, die aber nicht nur bei der Eiweißfäulnis entstanden, sondern zum Teil auch im Körper gebildet sind.

Schwefel kommt übrigens im normalen Harn zum Teil auch noch in nicht oxydierter Form in organischen Verbindungen zur Ausscheidung.

c) **Harnfarbstoffe** von unbekannter Konstitution, darunter zuweilen Urobilin, das mit Hydrobilirubin identisch sein soll.

d) Gase: Kohlensäure, Spuren von Stickstoff und Sauerstoff.

Außer den in der Norm durch die Nieren ausgeschiedenen Stoffwechselendprodukten kommen hier auch Stoffe zur Ausscheidung, die zwar normale Bestandteile des Organismus sind, aber aus irgend einem Grund in zu großer Menge im Blut angesammelt waren (z. B. Traubenzucker bei alimentärer Glykosurie), ferner Stoffe, die dem Körper fremdartig sind (z. B. manche Arzneistoffe oder deren Umwandlungsprodukte).

Pathologisch kommen im Harn vor: bei Diabetes: Traubenzucker, Aceton, Oxybuttersäure und Acetessigsäure; bei Nierenentzündungen: Eiweiß; bei Ikterus: Gallenfarbstoffe und -säuren; bei Hämaturie: Blutfarbstoff; bei abnormer Darmfäulnis: Cystin. Bei Sauerstoffmangel (Dyspnoë) oder nach Ueberanstrengung der Muskeln kommt auch Milchsäure (siehe S. 29) im Harn vor.

2. Nierensekretion.

A. Allgemeines über die Tätigkeit der Nieren.

a) Die im Harn ausgeschiedenen Substanzen werden größtenteils nicht erst in der Niere gebildet, sondern in anderen Organen; sie werden dann durch das Blut den Nieren zugeführt, um von diesen ausgeschieden zu werden.

An der Bildung der Harnsubstanzen beteiligen sich die Nieren freilich insofern, als in ihr sich auch Stoffwechselvorgänge vollziehen, die zur Bildung von stickstoffhaltigen Endprodukten führen. Auf Oxydationsprozesse in den Nieren weist die Tatsache hin, daß das Nierenvenenblut venöses Blut ist, und daß der ausgeschiedene Harn wärmer gefunden wird, als das arterielle Blut.

Manche Bestandteile des Harns werden aber auch erst von den Nieren gebildet, z. B. Hippursäure.

b) Da die Niere die Aufgabe hat, die Bestandteile des Harns aus dem Organismus zu entfernen, so ist zu erwarten, daß die Menge und die Zusammensetzung des Harns abhängt von der Zufuhr der auszuscheidenden Substanzen zur Niere. Dementsprechend ist die Harnsekretion tatsächlich um so größer:

α) je stärker der Blutstrom durch die Nieren ist;

Der Blutstrom in den Nieren ist um so stärker, je weiter die Nierengefäße sind. Zunahme der Weite der Nierengefäße muß sich in einer Zunahme des Nierenvolums bemerkbar machen. Es ist festgestellt worden, daß ein gewisser Parallelismus zwischen der Volumzunahme der Niere und der Zunahme der Harnsekretion besteht.

Da der Blutstrom um so stärker ist, je größer der Blutdruck, so ist die Harnsekretion auch abhängig vom Blutdruck in den Nierenarterien.

Die Harnsekretion nimmt ab, wenn z. B. nach Blutentziehung, nach Vagusreizung, nach Rückenmarksdurchschneidung der Blutdruck in den Nierenarterien sinkt, sie nimmt zu, wenn z. B. infolge von Reizung des Splanchnicus major oder durch Zubinden anderer Arterien der Druck in den Nierenarterien steigt.

Nach Reizung der vasokonstriktorischen Nierennerven allein tritt Verminderung, nach Durchschneidung dieser Nerven Vermehrung der Harnmenge auf. Dies hängt auch mit Blutdruckveränderungen zusammen: im ersteren Falle sinkt der Blutdruck in den Nierenglomeruli, weil der Zufluß zu ihnen durch die verengten Arterienstämme erschwert ist, im letzteren Falle steigt er dort an.

Erschwerung des Blutabflusses durch Kompression der Venen (venöse Stauung) in den Nieren bewirkt auch Abnahme der Harnsekretion, obwohl danach der arterielle Blutdruck in den Nierengefäßen steigen muß. Daß trotz dieser Drucksteigerung die Harnsekretion abnimmt, ist nicht befremdend, weil in diesem Falle der Blutstrom nicht beschleunigt, sondern im Gegenteil verzögert, mithin die Zufuhr der auszuscheidenden Substanzen zur Niere eingeschränkt ist.

β) je größer der Gehalt des Blutes an harnfähigen Substanzen, vor allem Wasser, Kochsalz, Harnstoff ist.

Injiziert man solche Stoffe ins Blut, so tritt vermehrte Harnsekretion, Diurese genannt, ein. Diese Diurese ist auch auf Beschleunigung des Blutstromes zurückzuführen, denn nach Injektion solcher Stoffe erfolgt eine Erweiterung der Gefäße in den Nieren. Ebenso wirkt Injektion von Natronsalpeter, Glaubersalz, Traubenzucker, Coffeïn.

c) Die Nieren leisten bei der Sekretion Arbeit durch Bereitung eines Harns von höherer oder niederer Konzentration, als die des Blutes ist.

Die Größe dieser Arbeitsleistung läßt sich am besten beurteilen auf Grund der Angaben über den osmotischen Druck des Blutes und des Harns. Der osmotische Druck selbst ist zu berechnen aus der Gefrierpunktserniedrigung; er beträgt 12,2 Atmosphären für $\Delta = 1{,}0^0$. Der osmotische Druck des Blutes beträgt rund 7 Atmosphären ($\Delta = 0{,}56^0$), der des normalen Harns im Mittel etwa 18 Atmosphären ($\Delta = 1{,}5^0$). Bei sehr konzentrierten Harnen kann er noch viel größer (40 Atmosphären und mehr) werden; umgekehrt kann nach reichlichem Wassertrinken ein Harn entleert werden, dessen osmotischer Druck nur etwa 2 Atmosphären ($\Delta = 0{,}16^0$) beträgt, ohne daß die Konzentration des Serums sich dabei wesentlich ändert.

Durch Filtration allein würde ein Harn erzeugt werden können, dessen osmotischer Druck nicht größer, sondern nur gerade so groß oder kleiner sein könnte, wie der osmotische Druck der Blutflüssigkeit ist, und in letzterem Falle dürfte die osmotische Druckdifferenz nicht größer sein, als der die Filtration bewirkende arterielle Blutdruck, d. s. etwa 0,2 Atmosphären. Da aber die bei Sekretion eines wasserreichen Harns beobachtete osmotische Druckdifferenz viel größer ist als der arterielle Blutdruck, so folgt, daß die Abscheidung dieses Harns durch Arbeitsleistung der Zellen, die dem Ausgleich der osmotischen Druckdifferenz entgegenwirkt, bedingt sein muß.

Noch mehr gilt dies für die Bildung eines konzentrierteren Harns, bei der die arbeitenden Zellen auch noch dem arteriellen Blutdruck, der dem Ausgleich der osmotischen Druckdifferenzen in diesem Falle günstig ist, entgegenzuwirken haben.

Die Richtung, in der die Zellen den osmotischen Druckdifferenzen ent-

gegenarbeiten, ist bei der Bildung des verdünnten Harns eine andere, als bei der des konzentrierten.

Auch die Sekretion eines Harns, dessen osmotischer Druck gleich dem des Blutes ist, erfordert übrigens Nierenarbeit, da die im Harn enthaltenen Stoffe im einzelnen andere Konzentration haben, als im Blute.

d) Sekretorische Nerven der Nieren — abgesehen von dem indirekten Einfluß vasomotorischer Nerven — sind nicht bekannt.

B. Funktion der einzelnen Abschnitte der Harnkanälchen.

Jedes Harnkanälchen besteht aus folgenden Abschnitten (siehe Fig. 7):

1. Das in der Nierenrinde gelegene, sackförmig erweiterte, blinde Ende A, die Glomeruluskapsel, in die der Gefäßknäuel, der Glomerulus, so eingestülpt ist, daß ihn die Kapsel größtenteils umfaßt. Das innere Blatt der Kapsel besteht aus einem platten Syncytium, das äußere aus platten vieleckigen Zellen. Zum Glomerulus führt ein Ast der Nierenarterie, Vas afferens, der sich verzweigt in zahlreiche dünnwandige Gefäßschlingen; diese sammeln sich zu dem aus dem Glomerulus austretenden Vas efferens, das sich in Kapillaren der Rinde und des Marks verzweigt. Das Vas afferens ist weiter als das Vas efferens. Ein Teil der Rinden- und Markkapillaren geht auch direkt aus Nierenarterienästen hervor.

2. Das auch in der Rinde gelegene gewundene Harnkanälchen B, Pars contorta; seine Wand besteht aus einschichtigem Zylinderepithel mit einem Bürstenbesatz an der dem Lumen zugekehrten Oberfläche.

3. Die zuerst markwärts, dann umbiegend wieder rindenwärts verlaufende Henlesche Schleife C, die in ihrem ersten dünnen Abschnitt mit plattem, im folgenden dickeren Abschnitt mit zylindrischem Epithel ausgekleidet ist.

4. Das mit kubischem Epithel ausgekleidete Schaltstück D und Sammelröhrchen E, das in das auf einer Markpapille mündende Ausflußrohr übergeht.

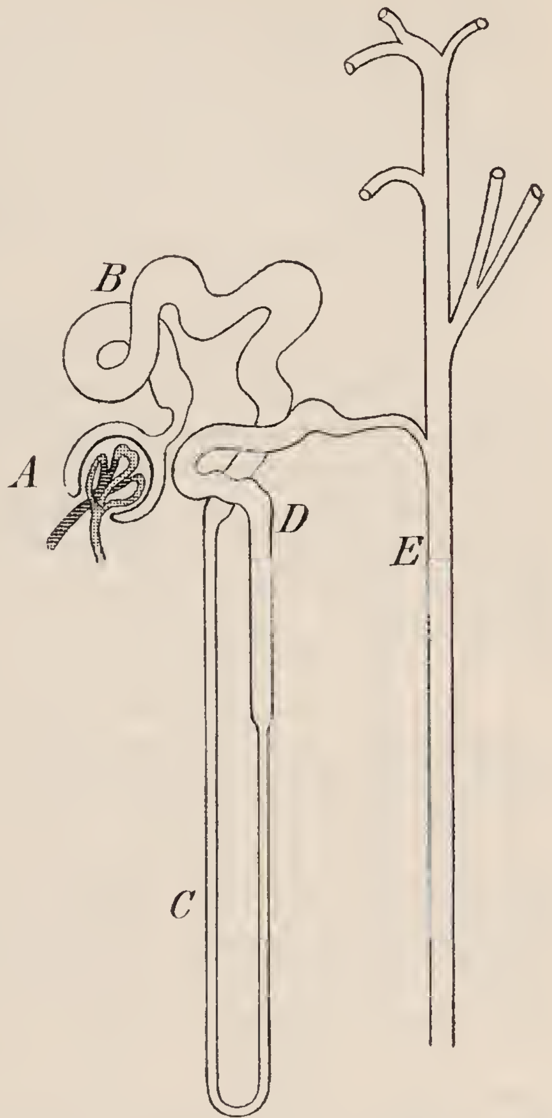


Fig. 7. Schema des Verlaufs eines Harnkanälchens mit Glomerulus.

Nach der jetzt am meisten vertretenen Anschauung findet statt:

a) In den Glomeruli: die Abscheidung der Hauptmenge des Harnwassers, sowie des Kochsalzes.

Da die Glomeruli das blinde Ende der Harnkanälchen bilden, so würde Abscheidung von festen Stoffen ohne das diese Stoffe wegspülende Wasser hier sinnlos sein.

Ob der Vorgang im Glomerulus nur in einer Filtration besteht, in welchem Falle die Veränderung der Konzentration des Filtrates in den anderen Harnkanälchenabschnitten erfolgen müßte, oder ob das Glomerulusepithel aktiv an der Wasserabscheidung beteiligt ist, ist noch unentschieden.

Bei den mit Gefäßerweiterung verlaufenden Diuresen, z. B. nach Salzinjektion, wird die Konzentration des Harns der des Blutplasma ähnlicher: dies spricht dafür, daß im Glomerulus ein Filtrat des Blutplasma abgeschieden wird, welches bei schnellem Fließen in den anderen Harnkanälchenabschnitten nur wenig verändert wird.

Die Harnsekretion stockt mehrere Stunden ganz, wenn man die Blutzufuhr zur Niere durch Kompression der Nierenarterie auch nur für wenige Minuten unterbricht; dies ist so gedeutet worden, daß die kurz dauernde Ernährungsstörung für längere Zeit lähmend auf die sezernierenden Zellen wirkt. Indes läßt diese Beobachtung auch die Erklärung zu, daß die Durchlässigkeit des Filters durch die Ernährungsstörung verändert worden ist.

b) In den Zellen der gewundenen Harnkanälchen: Abscheidung der charakteristischen Harnbestandteile.

Die meisten charakteristischen Harnbestandteile, Harnstoff, Harnsäure, Sulfate, Phosphate u. a., sind im Harn so konzentriert enthalten, daß ihre Anreicherung nicht auf Rückresorption von Wasser aus einem Glomerulusfiltrat erklärt werden kann, sondern auf eine besondere Abscheidung zurückgeführt werden muß.

Für die Lehre, daß die Epithelien der gewundenen Harnkanälchen an einer solchen Sekretion beteiligt sind, ist folgende Beobachtung angeführt worden: Indigschwefelsaures Natrium, ins Blut unter Einhaltung bestimmter Versuchsbedingungen eingespritzt, ist bei seinem Uebergang in den Harn nur im Innern der Zellen der gewundenen Harnkanälchen und weiter abwärts im Lumen der Kanälchen gesehen worden, nicht in den Zellen der Glomeruluskapsel. Freilich läßt diese Beobachtung auch die Deutung zu, daß der Farbstoff wohl schon im Glomerulus in noch nicht nachweisbarer Konzentration ausgeschieden und erst durch Resorption aus den Kanälchen in die Zellen der Tubuli contorti gelangt sei.

Auch nach Harnsäureinjektion in das Blut finden sich Harnsäurekonkremente nur in den Zellen der gewundenen Harnkanälchen und weiter abwärts im Lumen der Harnkanälchen.

Die Abscheidung des Kochsalzes geht der Wasserabscheidung bis zu einem gewissen Grade parallel, die Ausscheidung der Phosphate wird dagegen nicht von der Menge des Harnwassers beeinflußt. Vielleicht wird deshalb ersteres größtenteils mit dem Wasser in dem Glomerulus abgeschieden, während letztere erst in den Tubuli contorti abgeschieden werden. — Auch seine saure Reaktion erhält der Harn in den gewundenen Harnkanälchen.

In den Zellen der gewundenen Harnkanälchen finden sich Vakuolen, denen die Aufgabe zugeschrieben wird, die zu sezernierenden Stoffe aus dem Blute an sich zu ziehen, durch die Zelle hindurch zu transportieren und an das Lumen der Harnkanälchen abzugeben.

c) In den Henleschen Schleifen: Veränderung der Konzentration des Harns durch Rückresorption von Wasser oder Kochsalz.

Gestützt wird diese Vermutung unter anderem auf die Beobachtung, daß der Kochsalzgehalt der Rinde konstant ist, der des Marks aber entsprechend der Konzentration des ausgeschiedenen Harnes wechselt.

Harnentleerung:

Aus den Harnkanälchen wird der Harn durch nachrückendes Sekret in das Nierenbecken getrieben. Aus den Nierenbecken gelangt der Harn in die Ureteren und wird in die Harnblase über-

getrieben durch rhythmische peristaltische Kontraktionen der Ureterenmuskeln, die am Nierenbecken beginnen und sich bis zur Blaseneinmündung fortsetzen.

Motorische und auch hemmende Nerven für die Ureterenmuskeln sollen im Splanchnicus verlaufen, jedoch erfolgen die Bewegungen der Ureteren auch noch nach Durchschneidung der zugehörigen Nerven.

Rückstauung des Harns aus der Blase in die Ureteren erfolgt nicht, weil durch den Druck in der Blase die Mündungen der Ureteren, welche die Blasenwand schief durchsetzen, verschlossen werden.

Die Harnblase ist gegen die Harnröhre verschlossen durch den Tonus des aus glatten Muskelfasern bestehenden Sphincter vesicae internus, dessen Wirkung unterstützt werden kann durch die willkürliche Kontraktion des quergestreiften Sphincter vesicae externus. Bei der Blasenentleerung erfolgt Nachlaß des Sphinktertonus und Kontraktion des die Blase verengernden Detrusor urinae. Der Detrusor, der aus meridional und zirkulär gerichteten Fasern besteht, hat einen wechselnden, von Reflexen abhängigen Tonus.

Die Nerven für die Muskeln der Blasenwand verlaufen teils durch die Lumbalwurzeln, den Sympathicus, das Ganglion mesentericum inferius und den Hypogastricus, teils durch die Sakralwurzeln direkt zum Plexus hypogastricus. Der äußere Schließmuskel wird vom Nervus pudendus innerviert.

Das Zentrum für die Blasenentleerung liegt im Lendenmark; die Blasenentleerung erfolgt reflektorisch nach Anfüllung der Blase, jedoch ist die Tätigkeit des Zentrums auch bis zu einem gewissen Grade vom Willen abhängig.

Nach Querdurchtrennung des Rückenmarks oberhalb des Zentrums stellt sich noch geregelte Harnentleerung ein, die aber unabhängig vom Willen ist. Nach Zerstörung des Zentrums ist die Harnentleerung sehr unvollkommen geregelt.

Stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels werden in geringen Mengen auch mit dem Schweiße ausgeschieden. Der Schweiß hat jedoch weit größere Bedeutung für die Temperaturregulation (siehe Kapitel XIV).

Kapitel XII. **Innere Sekretion. Chemische Korrelationen der Organe.**

Das Blut, das durch ein Organ strömt, ändert seine Zusammensetzung. In den Organen, in denen die physiologischen Verbrennungen stattfinden, z. B. in den Muskeln, gibt das Blut Brennmaterial und Sauerstoff ab und nimmt außer Kohlensäure noch andere, vor allem stickstoffhaltige Verbrennungsprodukte auf. In den Drüsen verliert es die Substanzen, aus denen die Sekrete gebildet werden, in der Darmwand nimmt es die resorbierten Nahrungsstoffe auf, in

der Leber und in dem Fettgewebe gibt das Blut entweder die aufzuspeichernden Kohlehydrate und Fette ab oder nimmt sie im Bedarfsfalle wieder auf.

Diese zu erwartenden Veränderungen des Blutes sind in manchen Fällen auch nachgewiesen worden. In den weitaus meisten Fällen sind sie aber nicht direkt nachweisbar, weil die Menge der abgegebenen und aufgenommenen Stoffe im Vergleiche zu der Menge des durch das Organ strömenden Blutes so gering ist, daß sie innerhalb der Fehlergrenzen unserer Bestimmungsmethoden liegt.

Außer den Veränderungen des Blutes, die uns aus den erwähnten Vorgängen in den Organen verständlich sind, gibt es noch andere, die daraus nicht verständlich werden, und die daher noch besonders zu erörtern sind. Manchen Organen kommt nämlich noch die Aufgabe zu, Substanzen zu bilden und an das Blut abzugeben, die teils die Gewebebildung und den Stoffwechsel, teils das Nervensystem, die Muskulatur oder die Drüsen beeinflussen. Man nennt diese Vorgänge **innere Sekretionen**. Die Produkte der inneren Sekretionen heißen **Hormone**; sie verursachen Wechselwirkungen oder chemische Korrelationen der Organe; über ihre chemische Natur ist nur wenig bekannt.

Organe, denen innere Sekretionen zukommen, sind: Schilddrüse, Hypophyse, Nebennieren, Pankreas, Hoden, Eierstöcke.

1. Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse enthält in einer bindegewebigen Grundlage zahlreiche völlig geschlossene Bläschen, Follikel, deren Wand von einer einschichtigen Lage kubischer Zellen gebildet wird, und die im Innern mit einer zähen Flüssigkeit erfüllt sind. Die Schilddrüse ist als echte Drüse, aber ohne Ausführungsgang anzusehen: die kubischen Zellen sind die sezernierenden Drüsenzellen, der kolloidartige Inhalt der Follikel ist das Sekret. Der Inhalt der Follikel entleert sich in die Lymphräume, die sich zwischen den Follikeln befinden, und kann so in den Kreislauf gelangen. Sekretionsnerv für die Schilddrüse soll der Laryngeus superior sein.

Die Schilddrüse ist für das Leben unentbehrlich. Nach Exstirpation der Schilddrüse treten schwere Krankheitserscheinungen auf, die zum Tode führen (Cachexia strumipriva).

Die Krankheitserscheinungen sind: Nervöse Störungen besonders im Gebiete des Sympathicus, Abmagerung, Herabsetzung des Stoffwechsels, Störungen der Temperaturregulation, Hemmung des Wachstums, zuweilen auch teigige Schwellung des subkutanen Bindegewebes (Myxödem), Entartungen mancher Organe (Leber, Nieren) u. a.

Angeborenes Fehlen oder mangelhafte Entwicklung der Schilddrüse bedingt auch solche Erscheinungen, und zwar besonders Myxödem, geistige Verblödung, Kretinismus.

Nach Exstirpation der Nebenschilddrüsen (Epithelkörper) treten auch Störungen des Wachstums, besonders der Knochenbildung auf, ferner noch Muskelkrämpfe (Tetanie).

Die schädliche Wirkung der Exstirpation oder Erkrankung bleibt aus, wenn man einen Teil der Drüse zurückläßt, oder die Schilddrüse in die Peritonealhöhle verpflanzt, oder frische oder getrocknete Schilddrüse per os verabreicht.

Läßt man ein gesundes Individuum Schilddrüsenpräparate verzehren, so tritt vermehrte Wasserausscheidung durch den Harn und gesteigerte physiologische Verbrennung vor allem des Fettes ein, und infolgedessen kommt es zu Schwund des Körperfettes und Abnahme des Körpergewichtes.

Die Schilddrüse produziert demnach ein Sekret, das zum normalen Verlauf der Lebensprozesse und zur normalen Entwicklung unentbehrlich ist, das aber in zu großen Mengen im Körper giftig wirkt.

Krankhafte Vergrößerung der Schilddrüse (Kropf) ist oft mit gesteigerter Sekretion verknüpft und diese bedingt nervöse Störungen im Sympathicus-Gebiet (Basedowsche Krankheit).

In der Schilddrüse findet sich ein jodhaltiger Eiweißstoff, das Thyreoglobulin, aus dem durch Spaltung das **Jodothyrin** entsteht, welches gleichartige Wirkung hat wie Schilddrüsenpräparate. Da aber das Jodothyrin nicht so kräftig wirkt wie Schilddrüsenpräparate, so dürfte es nicht die einzige wirksame Substanz sein.

Die **Thymusdrüse** hat wahrscheinlich ähnliche Funktionen wie die Schilddrüse; sie ist beim Fötus und beim Kinde groß, wird aber vom 10. Lebensjahre ab kleiner und verschwindet schließlich.

2. Die Hypophyse.

Die Hypophyse besteht aus einem vorderen und einem hinteren Lappen; das Extrakt des letzteren, das Pituitrin, enthält blutdrucksteigernde und blutdrucksenkende Substanzen. Die Exstirpation der Hypophyse bewirkt Störungen des Wachstums und der Genitalfunktionen. Erkrankung der Hypophyse ist beobachtet worden bei Akromegalie, d. i. eine Krankheit, bei der eine plumpe Vergrößerung der Hände, Füße, Lippen, Zunge, des Kopfes eintritt.

3. Die Nebennieren.

Die Nebennieren bestehen aus der weißgelblichen Rinde und dem graurötlichen Mark. Die Zellen der Rinde enthalten fettähnliche Körnchen, die des Marks leicht färbbare Massen, aus denen die wirksame Substanz der Nebennieren entstehen soll. Sowohl die Rinde wie das Mark enthalten zahlreiche marklose Nervenfasern und Ganglienzellen.

Die Nebennieren sind für das Leben unentbehrlich. Exstirpation der Nebennieren hat Erniedrigung des Blutdruckes und Muskelschwäche zur Folge, die zum Tode führt. Injektion von wäßrigem Nebennierenextrakt soll die Folgen der Exstirpation verzögern, aber nicht dauernd verhindern.

Im wäßrigen Extrakt des Nebennierenmarks ist eine Substanz, das **Adrenalin** oder **Suprarenin**, enthalten, dessen Injektion in die Gefäße die Erregung der Endigungen fast aller sympathischen Nerven verstärkt, daher vor allem den Tonus der Gefäßmuskeln hebt und so den Blutdruck steigert. Auch auf den Herzmuskel wirkt sie direkt anregend; diese Wirkung wird aber oft durch gleichzeitige Erregung des Herzhemmungszentrums verdeckt. In größeren Mengen wirkt sie auf das Nervensystem lähmend.

Adrenalininjektion bewirkt außerdem: Hemmung der Darmperistaltik, Pupillenerweiterung, Aufrichten der Haare, Zuckerausscheidung im Harn.

Adrenalin ist Brenzkatechinoxäthylmethylamin:



$$(C_6H_3[OH]_2) . CHOH . CH_2 . NH(CH_3);$$

es wird in den Nebennieren gebildet, an das Blut abgegeben und wahrscheinlich in der Leber zerstört.

Das Extrakt der Nebennierenrinde enthält Cholin, welches ins Blut eingespritzt den Blutdruck herabsetzt und auch in manchen anderen Wirkungen dem Adrenalin antagonistisch wirkt.

Nach pathologischen Veränderungen der Nebennieren ist eine krankhafte Pigmentierung der Haut beobachtet worden, die man Bronzekrankheit, Morbus Addisonii, nennt; sie soll auch nach Exstirpation der Nebennieren vorkommen.

4. Das Pankreas.

Der nach Exstirpation des Pankreas auftretende Diabetes beruht auf dem Fortfall der inneren Sekretion eines zu der Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehenden Stoffes, des Antidiabetins. Die Sekretion des Antidiabetins soll in den Zellen der Langerhansschen Inseln des Pankreas vor sich gehen. Injektionen von Pankreasextrakt oder Verfütterung von Pankreas hemmt den Diabetes nicht.

5. Die Hoden.

Exstirpation der Hoden (Kastration) bei Knaben hat Störungen der Pubertätsentwicklung zur Folge. Auch bei Erwachsenen führt Kastration oder Hodenatrophie zu nervösen Störungen. Injektion von Hodenextrakt soll eine anregende Wirkung auf den Organismus ausüben. Die Folgen der Kastration bleiben aus, wenn bei kastrierten Tieren Hodensubstanz künstlich, z. B. unter die Haut, eingepflanzt wird.

6. Die Ovarien.

Exstirpation der Ovarien hat bei Mädchen Hemmung der Pubertätsentwicklung, bei Erwachsenen Entartung der Genitalien zur Folge. Wird die Operation im Beginne der Schwangerschaft ausgeführt, so soll dadurch die Weiterentwicklung der Schwangerschaft gehemmt werden. Diese Wirkung ist auf den Fortfall einer

vom Corpus luteum ausgehenden inneren Sekretion zurückzuführen. Künstliche Einpflanzung von Ovarialsubstanz bei den operierten Tieren, z. B. unter die Haut, soll die Wirkung der Exstirpation aufheben. Die Hormone, die zur Entwicklung der Schwangerschaft und ihrer Begleiterscheinungen nötig sind, sollen zum Teil auch in der Plazenta und im Foetus gebildet werden.

Funktionen von ähnlicher Art, wie die der beschriebenen Organe, werden auch der Prostata, den Nieren, der Milz u. a. zugeschrieben, doch sind die Angaben darüber noch unsicher. Zu den inneren Sekretionen gehört auch die Bildung des Sekretins in der Duodenalschleimhaut (siehe S. 83).

Die Organe, denen innere Sekretionen zukommen, beeinflussen sich zum Teil gegenseitig. Z. B. tritt die Adrenalinglykosurie in schwächerem Maße bei schilddrüsenlosen, in stärkerem bei pankreaslosen Tieren auf.

Kapitel XIII. **Stoffwechselbilanz.**

Während bisher die Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben unseres Körpers beschrieben und ihre Bedeutung im einzelnen erörtert wurden, soll im folgenden die Bedeutung der Bilanz, d. h. der vergleichenden Zusammenstellung der Mengen sämtlicher Einnahmen und Ausgaben erörtert werden. Die Bilanz gibt uns nicht nur Aufschluß über die Größe des Stoffumsatzes, sondern sie gestattet auch Schlüsse auf das Verhalten und die Verwertung der einzelnen Nahrungsstoffe im Haushalte des Körpers. Es lassen sich so die Bedingungen feststellen, unter welchen der Mensch am zweckmäßigsten, d. h. mit einem möglichst geringen Aufwand und mit den geeignetsten Mitteln ernährt und auf einen bestimmten gewünschten Ernährungszustand gebracht werden kann. Auf die Ergebnisse der Stoffwechselbilanz gründet sich die praktische Ernährungslehre.

§ 1. **Methodik der Stoffwechseluntersuchungen.**

Zur Aufstellung der Stoffwechselbilanz ist es nötig, die Mengen sämtlicher Einnahmen und sämtlicher Ausgaben und das Körpergewicht zu kennen.

Die Einnahmen sind die Nahrung und der eingeatmete Sauerstoff.

Die Ausgaben sind enthalten im Harn, Kot, Schweiß, in der Ausatmungsluft; kleinere Mengen im Hauttalg, in den abgestoßenen verhornten Epithelien, Haaren und Nägeln, zeitweise in Menstruationsblut, Milch und Samen. Von diesen Ausgaben werden in der Regel nur die in Harn, Kot, Atmungsluft enthaltenen bei der Stoffwechselbilanz verwertet, weil die anderen wegen der Kleinheit

ihres Betrages nicht berücksichtigt zu werden brauchen oder durch die Versuchsbedingungen ausgeschlossen werden können.

Das Ideal eines Stoffwechselversuches würde sein, jeden Bestandteil der Einnahmen und Ausgaben einzeln quantitativ zu bestimmen und das Resultat zur Feststellung der Stoffwechselbilanz zu verwerten. Dies stößt jedoch auf unüberwindliche methodische Schwierigkeiten. Es genügt aber auch, nur einzelne Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben oder gar nur einige Elemente derselben, besonders Kohlenstoff, Stickstoff und den eingeatmeten Sauerstoff, manchmal noch Schwefel und Phosphor ihrer Menge nach zu kennen, um wichtige Aufschlüsse über die Größe und die Art des Stoffumsatzes zu erhalten.

Der **Kohlenstoff** der Nahrung, des Harns und des Kotes wird durch Elementaranalyse ermittelt. Der Kohlenstoff der Ausatmungsluft wird aus der Menge der ausgeatmeten Kohlensäure berechnet.

Der **Stickstoff** der Einnahmen und der Ausgaben wird meist bestimmt nach der Kjeldahlschen Methode, bei der der Stickstoff der zu analysierenden Substanz durch Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure in Ammoniak übergeführt und als solches bestimmt wird.

Der eingeatmete **Sauerstoff** wird entweder direkt bestimmt, indem man die Sauerstoffabnahme der Respirationsluft ermittelt, oder er wird aus anderen Daten der Stoffwechselbilanz berechnet.

Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung durch die Atmung bezeichnet man als „respiratorischen Stoffwechsel".

Zur Ermittlung des respiratorischen Stoffwechsels bedient man sich des Pettenkofer-Voitschen, des Regnault-Reisetschen oder des Geppert-Zuntzschen Apparates.

Durch den ersten Apparat werden die gasförmigen Ausgaben des Körpers an Kohlensäure und Wasserdampf direkt bestimmt; hierzu atmet die Versuchsperson in einer luftdicht gebauten Kammer, durch die eine mittels Gasuhr gemessene Menge Luft von bekanntem Kohlensäure- und Wasserdampfgehalt geleitet wird. In der aus der Kammer ausströmenden Luft wird die Zunahme an Kohlensäure und Wasserdampf bestimmt, indem man einen genau abgemessenen Teil der Luft durch gewogene mit Schwefelsäure für das Wasser, mit Kalilauge oder Natronkalk für die Kohlensäure beschickte Absorptionsgefäße gehen läßt, in denen der Wasserdampf und die Kohlensäure zurückgehalten werden. Die Gewichtszunahme der Absorptionsgefäße entspricht der zurückgehaltenen Menge des Wasserdampfes resp. der Kohlensäure. Aus den erhaltenen Werten kann die vom Versuchsobjekt abgegebene Menge Kohlensäure und Wasserdampf berechnet werden.

Der eingeatmete Sauerstoff wird indirekt bestimmt auf Grund folgender Ueberlegung. Das Gewicht sämtlicher Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff) und des Körpers zu Beginn des Versuchs muß gleich sein dem Gewicht

sämtlicher Ausgaben und des Körpers am Ende des Versuchs. Daraus folgt:

Sauerstoff = (Endgewicht + Ausgaben) — (Anfangsgewicht + Nahrung).

Für diese Berechnung hat man also außer den gasförmigen Ausgaben noch das Gewicht des Harns, Kotes und der Nahrung, sowie das Körpergewicht am Anfang und Ende des Versuchs zu bestimmen.

Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset bezweckt direkte Bestimmung des eingeatmeten Sauerstoffs. Er besteht aus einer luftdicht geschlossenen Kammer, in der die gebildete Kohlensäure von Kalilauge absorbiert wird. Die dadurch entstandene Verminderung des Gasvolums innerhalb der Kammer veranlaßt die Aspiration von Sauerstoff aus einem Sauerstoffreservoir. Der verbrauchte, in die Kammer eingetretene Sauerstoff kann dem Volumen nach bestimmt werden. Die Kalilauge enthält schließlich die ganze produzierte Menge Kohlensäure.

Während bei den erwähnten beiden Methoden der Bestimmung des Gaswechsels auch die durch die Haut abgegebenen Mengen mitbestimmt werden, ist die Methode von Geppert und Zuntz nur auf die Ermittelung des Gaswechsels durch die Lungen beschränkt. Denn die Versuchsperson atmet nicht in einer geschlossenen Kammer, sondern bei geschlossener Nase durch ein Mundstück, das in Verbindung mit den sogen. Müllerschen Ventilen die leichte Trennung von Inspirations- und Exspirationsluft gestattet. Auch bei dieser Methode wird der aufgenommene Sauerstoff wie die abgegebene Kohlensäure direkt bestimmt, indem auf gasanalytischem Wege Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt in abgemessenen Mengen der Inspirations- und Exspirationsluft festgestellt werden. Aus den gefundenen Differenzen läßt sich dann, da die gesamte, während der Versuchsdauer ein- und ausgeatmete Luft durch eine Gasuhr gemessen wird, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffs berechnen.

Schwefel und **Phosphor** werden in den Einnahmen und Ausgaben durch Oxydation in Schwefelsäure und Phosphorsäure übergeführt und in dieser Form bestimmt. Im Harn werden übrigens Schwefel und Phosphor größtenteils schon oxydiert als Schwefelsäure und Phosphorsäure ausgeschieden.

Gelegentlich ist es auch von Interesse, den Umsatz an **Wasser** und an **Salzen** zu kennen. Das Wasser wird für gewöhnlich bei der Stoffwechselbilanz als solches in Rechnung gebracht. Die Sa ze werden in den Einnahmen und Ausgaben als Asche gewogen.

Versuche über den Gesamtstoffwechsel müssen, sofern sie einen Wert für die Beurteilung des Stoffumsatzes im Körper haben sollen, sich über längere Zeitperioden erstrecken. Gewöhnlich werden die Ergebnisse solcher Versuche, sofern sie nicht schon an sich die Dauer von 24 Stunden haben, auf diese Zeit berechnet.

Um den während der Versuchszeit gebildeten Kot zu bestimmen, grenzt man ihn gegen den früher und später gebildeten Kot ab durch Beimischung unveränderlicher, nicht resorbierbarer Farbstoffe zu den am Anfang und Ende des Versuches aufgenommenen Nahrungsportionen.

§ 2. Verwertung der Resultate der Stoffwechseluntersuchung.

Die *Kohlenstoffbestimmung* liefert die Grundlage zur

Beurteilung des Verhaltens aller organischen Nahrungsstoffe im Körper. Besteht **Kohlenstoffgleichgewicht,** d. h. wurde gerade so viel Kohlenstoff aufgenommen wie ausgeschieden, so ist eine der aufgenommenen Menge organischer Substanz entsprechende Menge auch im Körper verbrannt worden. Wurde mehr Kohlenstoff aufgenommen als ausgeschieden, so hat der Körper organische Substanzen angesetzt; wurde dagegen mehr ausgeschieden als aufgenommen, so hat der Körper organische Substanz verloren.

Die Stickstoffbestimmung gibt Aufschluß über das Verhalten des Eiweiß im Körper, weil der in der Nahrung aufgenommene Stickstoff hauptsächlich im Eiweiß enthalten ist. Da den Eiweißstoffen im Mittel 16 % Stickstoff zukommt, so hat man die gefundene Stickstoffmenge mit 6,25 zu multiplizieren, um die zugehörige Menge Eiweiß zu erhalten. Besteht **Stickstoffgleichgewicht,** d. h. wurde gerade so viel Stickstoff ausgeschieden wie aufgenommen, so ist gerade so viel Eiweiß zersetzt worden wie aufgenommen wurde. Wurde mehr Stickstoff aufgenommen wie ausgeschieden, so ist Eiweißansatz (Fleischmast) erfolgt. Gab der Körper mehr Stickstoff ab, als er aufnahm, so hat er von seinem Eiweißbestand verloren.

Vorausgesetzt ist bei dieser Betrachtung, daß die Bildung und die Ausscheidung der Stoffwechselprodukte stets parallel verlaufen, was aber nicht immer zutrifft.

Der Kot enthält nicht nur Endprodukte des Stoffwechsels, sondern auch unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile. Die Menge der letzteren muß von der Menge der eingeführten Nahrung abgezogen werden, weil die nicht resorbierten Nahrungsstoffe nicht mit in die Berechnung der eigentlichen Stoffwechselgröße gezogen werden dürfen. Es ist jedoch noch nicht möglich, im Kot die Menge der nicht resorbierten Nahrungsstoffe getrennt von der der Stoffwechselprodukte genau zu bestimmen. Man schätzt für den Menschen den durch die Stoffwechselendprodukte des Kotes täglich ausgeschiedenen Stickstoff auf 1 g. Diese Schätzung gründet sich auf Beobachtungen über die Größe der Kotausscheidung bei eiweißarmer Kost.

Im Eiweiß verhä t sich die Menge des Stickstoffs zu der des Kohlenstoffs wie 1 : 3,3. Mit dieser Zahl läßt sich aus den Ergebnissen der Stickstoffbestimmungen in Einnahmen und Ausgaben berechnen, wie viel von dem ein- und ausgeführten Kohlenstoff auf Eiweiß entfällt. Subtrahiert man den auf Eiweiß entfallenden Kohlenstoff von dem Gesamtkohlenstoff der Einnahmen oder Ausgaben, so erhält man den Teil des aufgenommenen oder ausgeschiedenen Kohlenstoffs, der auf die stickstofffreien Stoffe, Fett und Kohlehydrate, kommt. Man kann so berechnen, wie viel stickstofffreie Nahrungsstoffe im Körper verbraucht werden, und ob Ansatz oder Verlust stickstofffreier Körpersubstanz stattfindet.

Bestimmungen des eingeatmeten **Sauerstoffs** sind für die Be-

urteilung der Stoffwechselvorgänge von besonderer Bedeutung, weil die Menge des eingeatmeten Sauerstoffs beim Warmblüter ein Maß für die Gesamtgröße der Verbrennung im Körper ist. Aus dem Sauerstoffverbrauch läßt sich nämlich auch berechnen, wie viel Wasserstoff neben Kohlenstoff im Körper oxydiert worden ist.

Bei Kaltblütern hat die Sauerstoffbestimmung weniger Wert, weil da in erheblicherem Umfange, als bei Warmblütern, die Bildung der Kohlensäure durch eine der alkoholischen Zuckergärung analoge Spaltung sauerstoffreicher organischer Verbindungen erfolgen kann. Kaltblüter können daher einige Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben; Warmblüter dagegen können die Sauerstoffzufuhr höchstens einige Minuten entbehren. Eine Ausnahme machen hierin die warmblütigen Winterschläfer, die während des Winterschlafes sich wie Kaltblüter verhalten.

Der **respiratorische Quotient,** d. i. das Volumverhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff, läßt schließen, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff zur Bildung der ausgeatmeten Kohlensäure verbraucht ist, und wie viel auf die Oxydation anderer Elemente, speziell des Wasserstoffs, entfällt.

Wird nur Kohlenstoff durch den Sauerstoff zu Kohlensäure oxydiert, so entsteht ein dem verbrauchten Volumen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure. Der respiratorische Quotient ist in diesem Falle gleich 1. Wird neben Kohlenstoff aber auch Wasserstoff oxydiert, so ist bei gleichem Sauerstoffverbrauch das Volumen der entstandenen Kohlensäure um so kleiner, je mehr Sauerstoff zur Bildung von Wasser verbraucht wurde; der respiratorische Quotient wird kleiner als 1.

Der respiratorische Quotient würde bei der Verbrennung von Kohlehydraten allein **1,** von Eiweiß allein **0,8,** von Fett allein **0,7** betragen.

Die Kohlehydrate enthalten schon so viel Sauerstoff, wie zur Bindung ihres Wasserstoffs nötig ist; der eingeatmete Sauerstoff kann daher ganz zur Oxydation des Kohlenstoffs verwendet werden, 1 l verbrauchten Sauerstoffs liefert daher 1 l Kohlensäure. Eiweiß und Fett enthalten noch nicht genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs; auf 1 l Sauerstoffverbrauch entfallen daher bei der Eiweißverbrennung nur 800 cm^3 Kohlensäure, bei der Fettverbrennung sogar nur 700 cm^3.

Demnach ist zu schließen, daß neben Eiweiß vor allem Kohlehydrate im Körper verbrannt wurden, wenn der beobachtete respiratorische Quotient nicht viel kleiner als 1 ist, daß aber neben Eiweiß vorwiegend Fett verbrannt wurde, wenn der beobachtete respiratorische Quotient nicht viel größer als 0,7 ist.

Es läßt sich sogar aus den angeführten Daten genau berechnen, wie viel Fett und Kohlehydrate verbrannt sind. Hierzu wird erst aus der Stickstoffzahl berechnet, wie viel Eiweiß verbrannt ist, und aus der Eiweißzahl, wie groß das der Eiweißverbrennung entstammte ausgeatmete Kohlensäurevolum ist (bei letzterer Rechnung ist zu berücksichtigen, daß ein Teil des Eiweiß-Kohlenstoffs im Harn ausgeschieden wird, siehe S. 108). Mit Hilfe des respiratorischen Quotienten für Eiweißverbrennung ist dann aus dem auf Eiweiß

entfallenden ausgeatmeten Kohlensäurevolum auch das für die Eiweißverbrennung verwendete eingeatmete Sauerstoffvolum zu berechnen.

Subtrahiert man die auf die Eiweißverbrennung entfallenden Volumina von den Gesamtvolumina der ausgeatmeten Kohlensäure und des eingeatmeten Sauerstoffes, so bleiben die auf die Fett- und Kohlehydratverbrennung entfallenden aus- resp. eingeatmeten Volumina dieser Gase übrig; die Differenz der letzteren Volumina ist aber gleich dem Teil des eingeatmeten Sauerstoffvolums, der zur vollständigen Oxydation des im verbrannten Fett enthaltenen Wasserstoffes verwendet worden ist.

Hieraus läßt sich die verbrannte Fettmenge berechnen (1 g Fett erfordert zur vollständigen Oxydation seines Wasserstoffs etwa 0,6 l eingeatmeten Sauerstoffs) und durch Subtraktion des jetzt zu berechnenden, dem verbrannten Fett entstammten Kohlensäurevolumens von dem aus Fett und Kohlehydraten zusammen entstammten Kohlensäurevolum erhält man die Kohlensäuremenge, die auf die verbrannten Kohlehydrate entfällt und die also zur Berechnung der Menge dieser Kohlehydrate zu benützen ist.

Der respiratorische Quotient kann auch größer als 1 und kleiner als 0,7 werden; ersteres ist der Fall, wenn im Körper Sauerstoff aus sauerstoffreichen Substanzen abgespalten wird, z. B. bei der Reduktion von Kohlehydraten zu Fetten, letzteres, wenn der eingeführte Sauerstoff in Form sauerstoffreicherer Verbindungen zurückgehalten wird.

Die Bestimmungen des **Schwefels** und des **Phosphors** in Einnahmen und Ausgaben sind von Bedeutung für die Beurteilung des Eiweißstoffwechsels.

Die **Wasserbilanz** läßt schließen, wie viel Wasser bei der Verbrennung im Körper entstanden ist.

§ 3. Der Stoffwechsel unter verschiedenen Bedingungen.

Auf die Größe des Stoffumsatzes haben Einfluß:

1. Menge und Zusammensetzung der zugeführten Nahrung;
2. Leistungen und Wärmeabgabe des Organismus;
3. Körpergröße, Alter und Geschlecht.

I. Einfluß der Nahrung auf den Stoffwechsel.

A. Der Stoffwechsel beim Hunger.

a) Vollständiger Hunger.

Wenn gar keine Nahrung eingeführt wird, gehen die Verbrennungsprozesse doch weiter vor sich, ihre Größe nimmt aber ab.

Die Abnahme der Verbrennungsgröße ist hauptsächlich bedingt durch die Abnahme des Körpergewichtes. Auf 1 kg Körpergewicht berechnet nimmt die Verbrennungsgröße nur bei sehr fettreichem Organismus ab.

Es verbrennen im Hunger die im Körper vorhandenen Brennmaterialien. Der Anteil der einzelnen Brennstoffe an der Verbrennung ist aber in den verschiedenen Perioden des Hungers ein verschiedener. In der ersten Periode des Hungers verbrennen vorwiegend Kohlehydrate und Eiweiß, in der zweiten vorwiegend Fett, in der dritten Eiweiß.

Dementsprechend nimmt der respiratorische Quotient in der ersten Periode ab, behält dann in der zweiten Periode konstant einen kleinen Wert bei, und steigt einige Tage vor Eintritt des Hungertodes wieder an.

Die Ausscheidung der stickstoffhaltigen Endprodukte des Stoffwechsels nimmt in der ersten Periode zuerst oft um etwas zu, dann ab, bleibt dann in der zweiten Periode konstant niedrig und steigt schließlich wieder in der letzten Periode unter Umständen sogar auf eine größere Zahl als vor dem Hunger. Der Anteil des Harnstoff-Stickstoffs am Gesamtstickstoff im Harn wird beim Hunger verringert.

Ähnlich wie die Stickstoffausscheidung verhält sich auch die Ausscheidung der beim Gewebezerfall gebildeten Salze (Sulfate und Phosphate), sowie des Wassers. Der nicht oxydierte Schwefel im Harn nimmt dabei relativ zu. Im Harn tritt mehr Aceton (siehe S. 29) auf. Die Kochsalzausscheidung nimmt ab und hört schließlich fast ganz auf.

Die Dauer jeder der drei Perioden des Hungers ist abhängig von dem Gehalt des Körpers an den einzelnen Brennmaterialien. Z. B. ist bei einem fettarmen Individuum die Dauer der zweiten Periode sehr abgekürzt.

Da der Eiweißverbrauch sowohl in der ersten, wie in der letzten Periode größer ist, als in der zweiten, so folgt, daß ein Teil des Körpereiweiß leichter, ein anderer schwerer in die Verbrennung einbezogen wird, als Fett.

Der Stoffverlust beim Hunger betrifft nicht alle Organe in demselben Maße. Hauptsächlich sind dabei das Fettgewebe, die meisten Muskeln und die großen Bauchdrüsen, weniger das Herz und die Atemmuskulatur, am wenigsten das Gehirn beteiligt. Daraus ist zu schließen, daß bei mangelhafter Nahrungszufuhr durch endogene Ersatzprozesse lebenswichtige Organe Stoffe erhalten, die durch Einschmelzen weniger wichtiger Organe frei geworden sind.

Der Hunger bedingt demnach einen fortwährenden Verlust an Körpergewicht, der in den ersten Hungertagen am größten ist, und der zu zwei Dritteln durch Wasserverlust, zu einem Drittel durch Verlust an Körpereiweiß und Fett bedingt ist; der Fettverlust kann dem Gewichte nach das Zwei- bis Vierfache des Eiweißverlustes betragen.

Der Eintritt des Todes ist abhängig von dem Ernährungszustande bei Beginn des Hungers; er erfolgt ungefähr dann, wenn mehr als die Hälfte des Körpergewichtes verloren gegangen ist.

Neben dem Stoffverlust bedingt der Hunger noch folgende Erscheinungen: die Herztätigkeit wird schwächer, die Zahl der Herzschläge ist vermindert. Es stellt sich allgemeine Schwäche und psychischer Depressionszustand ein. Die Körpertemperatur erleidet erst kurz vor Eintritt des Todes eine erhebliche Abnahme.

b) **Teilweiser Hunger.**

1. Fehlen einzelner Nahrungsstoffe in der Nahrung:

α) Unentbehrlich sind Wasser, Salze und Eiweiß in der Nahrung. Fehlt einer dieser Stoffe in der Nahrung, so geht der Körper früher oder später zu Grunde.

Bei alleinigem Wasser- oder Salzhunger tritt der Hungertod sogar früher ein, als bei absolutem Hunger, offenbar weil ein gewisses Verhältnis von Wasser und Salzen zu den organischen Körperbestandteilen für die Erhaltung des Lebens nötig ist.

Bei alleinigem Eiweißhunger dagegen tritt der Hungertod später ein als beim absoluten Hunger, besonders wenn von organischen Nahrungsstoffen Fett, Kohlehydrat oder gar Leim in der Nahrung zugeführt werden.

Wasserhunger allein führt schließlich zu absolutem Hunger, weil die Aufnahme trockener Nahrung sehr bald verweigert wird.

Bei Salzhunger nimmt die Kochsalzausscheidung wie beim absoluten Hunger ab und hört schließlich fast ganz auf. Die Ausscheidung der beim Gewebezerfall entstehenden Salze geht dagegen fortgesetzt weiter, freilich in geringerem Maße als beim absoluten Hunger, weil ein Teil dieser Salze zusammen mit eingeführten organischen Nahrungsstoffen wieder zur Regeneration von Geweben benützt wird.

Bei alleinigem Eiweißhunger tritt der Hungertod später ein, weil durch die Verbrennung des Fetts und der Kohlehydrate der Nahrung der Zerfall des Körpereiweiß verzögert wird. Der Hungertod tritt dann ohne prämortale Steigerung der Stickstoffausscheidung ein. Zufuhr von Leim verzögert den Hungertod noch mehr, als alleinige Zufuhr stickstofffreier Nahrungsstoffe.

β) Mangel an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung bei genügender Eiweißzufuhr führt wenigstens bei Fleischfressern nicht zum Hungertode. Ein Hund kann durch Ernährung mit magerem Fleisch, das fast reine Eiweißnahrung ist, auf seinem Bestande erhalten werden. Die Ernährung des Menschen mit Eiweiß allein ist längere Zeit hindurch nicht durchführbar, weil er die hierzu nötige Fleischmenge nicht verdauen kann.

2. Werden alle nötigen Nahrungsstoffe in den Körper eingeführt, aber nicht in hinreichender Menge, so sind zwei Fälle zu unterscheiden:

α) Die Menge reicht absolut nicht aus; der Körper zehrt von seinem eigenen Bestande weiter; schließlich tritt auch der Hungertod ein, aber bedeutend später als beim absoluten Hunger.

β) Die Menge der eingeführten Nahrungsstoffe ist nur relativ unzureichend, um den zu Beginn des Hungers vorhandenen Bestand des Körpers zu erhalten. Der Körper verliert in diesem Falle so viel von seinem Stoffbestand, bis die zugeführte Nahrung mit dem Ver-

brauche wieder im Gleichgewichte ist. Dann bleibt der Körper auf dem erreichten Bestand. Der Körper magert in diesem Falle ab, geht aber nicht zu Grunde.

B. Stoffwechsel bei ausreichender Nahrungszufuhr.

Die Nahrungszufuhr bewirkt eine Steigerung des Gesamtstoffwechsels gegenüber dem Hunger. Indes verhält sich der tierische Organismus nicht etwa wie ein Ofen, der um so mehr Brennmaterial verbrennt, je mehr ihm zugeführt wird, denn der Körper kann einen beträchtlichen Teil des zugeführten Brennmaterials in sich ablagern. Außerdem ist diese Stoffwechselsteigerung weniger abhängig von der absoluten Menge des zugeführten Brennmaterials, als von dessen Beschaffenheit.

Man nennt die stoffwechselsteigernde Wirkung, welche die Zufuhr eines Nahrungsstoffes hat, seine spezifisch dynamische Wirkung; dieselbe ist für Eiweiß sehr erheblich, für Fette und Kohlehydrate gering. Ob Fette und Kohlehydrate überhaupt eine spezifisch dynamische Wirkung im strengen Sinne haben, erscheint zweifelhaft, weil die durch ihre Zufuhr bewirkte Stoffwechselzunahme ganz durch die Verdauungsarbeit (siehe S. 130) bedingt zu sein scheint.

1. Einfluß des **Eiweiß.**

Der Einfluß des Eiweiß auf den Stoffwechsel läßt sich am besten untersuchen bei Fleischfressern, denen man außer Wasser und Salzen nur noch Eiweiß in der Nahrung zuzuführen braucht.

Angenommen, ein möglichst fettarmer Hund werde zunächst mit so viel Eiweiß ernährt, als er umsetzt, es bestehe also Stickstoffgleichgewicht. Wird bei diesem von einem bestimmten Zeitpunkte ab mehr Eiweiß in der Nahrung eingegeben, so wird der größte Teil des mehr zugeführten Eiweiß umgesetzt, nur ein kleiner Teil im Körper als Fleisch angesetzt.

Vermehrte Eiweißzufuhr steigert mithin den Eiweißumsatz über das Bedürfnis hinaus.

Eiweiß hat also eine erhebliche spezifisch dynamische Wirkung.

Dieser gesteigerte Eiweißumsatz wird „Luxuskonsumtion" genannt; er wird in neuerer Zeit so erklärt, daß das Mengenverhältnis der Eiweiß-Bausteine im gewöhnlichen Nahrungseiweiß anders ist, als in dem aus den Verdauungsprodukten assimilierten Organeiweiß, und daß daher bei der Eiweißassimilation Bausteine übrig bleiben, aus denen durch Desamidierung Ammoniak abgespalten und in Harnstoff umgewandelt wird, während der stickstofffreie Rest gleich weiter oxydiert oder auch zum Teil in Kohlehydrate oder Fett umgewandelt wird.

Durch den gleichzeitig stattfindenden, wenn auch geringen Fleischansatz wird aber auch das Eiweißbedürfnis gesteigert, weil dieses abhängig ist von dem Fleischbestande des Körpers. Nach dauernder Eingabe der überreichlichen Eiweißmenge nimmt deshalb

das Eiweißbedürfnis des Körpers allmählich zu, so weit, bis es wieder dem zugeführten Eiweiß entspricht; dann besteht wieder Stickstoffgleichgewicht.

Dieser Fleischansatz ist allerdings ein beschränkter, weil für erheblichen Eiweißansatz noch andere Bedingungen erfüllt sein müssen (siehe S. 128) und weil sehr große Eiweißmengen nicht mehr verdaut werden können.

Wird bei einem Hunde, der sich bei ausschließlicher Eiweißzufuhr zunächst im Stickstoffgleichgewicht befindet, von einem bestimmten Zeitpunkte ab weniger Eiweiß in der Nahrung eingeführt, so verliert der Körper von seinem Fleischbestande, bis dieser eine solche Größe erreicht hat, daß das zugeführte Eiweiß dem Eiweißbedürfnisse des Fleischbestandes wieder entspricht, und wieder Stickstoffgleichgewicht hergestellt ist.

Von einer unteren Grenze der Eiweißzufuhr ab stellt sich das Stickstoffgleichgewicht freilich nicht mehr her, es zersetzt der Körper fortwährend mehr Eiweiß, als ihm zugeführt wird, und die Folge davon ist der Hungertod. Die kleinste Menge artfremden Eiweiß, mit der sich das Tier bei reiner Eiweißnahrung noch auf Stickstoffgleichgewicht setzen kann, ist aber nicht etwa gleich der im absoluten Hunger zersetzten Eiweißmenge, sondern etwa $2^1/_2$mal so groß.

Innerhalb gewisser Grenzen kann sich der Körper also mit beliebigen Mengen eingeführten Eiweiß auf Stickstoffgleichgewicht stellen.

2. Einfluß des **Fettes** und der **Kohlehydrate.**

Ist ein Mensch mit gemischter Nahrung (Eiweiß, Fett, Kohlehydrate, Wasser und Salze) auf Stoffwechselgleichgewicht gesetzt, und wird dann die Menge der stickstofffreien Nahrungsstoffe (Fett und Kohlehydrate) vergrößert, so wird dadurch der Umsatz der stickstofffreien Substanzen gesteigert, aber der Eiweißumsatz dafür annähernd entsprechend den Gesetzen der Isodynamie (siehe S. 71) eingeschränkt, so daß in Wirklichkeit, abgesehen von der geringen Steigerung durch die vermehrte Verdauungsarbeit (siehe S. 130), keine allgemeine Steigerung der Verbrennungsgröße resultiert. Fett und Kohlehydrate wirken also *eiweißsparend*, das ersparte Eiweiß wird als Fleisch im Körper angesetzt. Besteht alsdann noch ein Ueberschuß an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung, so wird dieser im Körper ganz, und zwar vorwiegend als Fett, abgelagert.

Die Kohlehydrate werden leichter verbrannt als die Fette und wirken deshalb viel stärker eiweißsparend. Auch der Leim wirkt eiweißsparend, nur in noch viel höherem Grade als sogar die Kohlehydrate. Es kann durch Leim bis zu 30% Eiweiß erspart werden, durch Kohlehydrate nur bis etwa 15%, durch Fett noch weniger.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweißzufuhr gesteigert, so wird, ähnlich wie bei reiner Eiweißnahrung, das Mehr an zugeführtem Eiweiß zum Teil angesetzt, zum Teil verbrannt. Auch bei gemischter Kost wird demnach durch vermehrte Eiweißzufuhr Steigerung des Eiweißumsatzes bewirkt, jedoch wird durch die Mehrverbrennung des Eiweiß die Fett- und Kohlehydrateverbrennung etwas eingeschränkt, so daß es zum Fettansatz kommt. Anderseits wirken Fett und Kohlehydrate auch hier insofern eiweißsparend, als ein relativ größerer Teil des Eiweiß angesetzt, ein geringerer Teil verbrannt wird, als bei reiner Eiweißnahrung.

Im allgemeinen neigt der Körper dazu, bei der Verbrennung das Eiweiß den Kohlehydraten und Fetten vorzuziehen, wenn alle drei Stoffe in überreichlichen Mengen eingeführt werden.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweißzufuhr vermindert, so muß dementsprechend mehr Fett oder Kohlehydrat eingegeben werden, damit der Körper nichts von seinem Bestand verliert. Das Minimum der Eiweißzufuhr bei gemischter Kost oder das unentbehrliche Eiweiß (siehe S. 71) beträgt für den Menschen nicht mehr als etwa 70 g täglich.

Man hat sogar beobachtet, daß kurze Zeit hindurch bloß 40 g Eiweiß genügen.

Dabei verhalten sich die das Eiweiß ersetzenden Nahrungsstoffe verschieden: am günstigsten ist Leim, weniger günstig die Kohlehydrate, am ungünstigsten Fett. Für Fett kommt hierbei noch in Betracht, daß übermäßige Zufuhr desselben sogar Steigerung des Eiweißumsatzes bewirkt.

Der Körper kann demnach zwar durch verschiedene Mischungsverhältnisse der Nahrungsstoffe auf seinem Stoffbestand erhalten werden, aber die zweckmäßigste Art der Mischung oder **das rationelle Kostmaß** ist für den erwachsenen ruhenden Mann:

100 g Eiweiß, 60 g Fett, 400 g Kohlehydrate.

Diese Zahlen haben sich ergeben aus Untersuchungen der Stoffwechselgröße bei verschiedenen Menschen. Dabei hat sich noch herausgestellt, daß die Zahlen bei Menschen mit verschiedener Beschäftigung und an verschiedenen Orten keine großen Verschiedenheiten aufweisen.

Hinsichtlich der dem Körper gelieferten Energiemenge (siehe auch S. 134) verhält sich im rationellen Kostmaß das Eiweiß zu den stickstofffreien Nahrungsstoffen wie 1 : 5,5.

Wird durch die Ernährung nicht nur eine Erhaltung des Stoffbestandes im Körper bezweckt, sondern soll der Körper durch Fleisch- oder Fettansatz auf einen höheren Stoffbestand gebracht werden, so müssen entsprechend mehr Nahrungsstoffe gereicht werden. Auch hierbei ist es durchaus nicht gleichgültig, welcher der Nahrungsstoffe in seiner Zufuhr gesteigert wird, um entweder Fleischmast oder Fettmast zu erzielen.

Fleischmast kann nur erzielt werden durch erhebliche Eiweißzufuhr, denn aus Fett und Kohlehydraten wird kein Fleisch gebildet. Bei vorwiegender Eiweißnahrung kann beim Menschen aber nur ein geringer Fleischansatz durch die Steigerung der Eiweißzufuhr erzielt werden. Am günstigsten für den Fleischansatz sind mittlere Gaben Eiweiß neben reichlichen Mengen Fett und Kohlehydraten. Für beträchtlichen Eiweißansatz sind aber noch andere Bedingungen als die Art der Nahrungszufuhr maßgebend; so wird der Fleischansatz (Zunahme des Muskelgewebes) vor allem begünstigt durch zweckmäßige Muskelübung (Training), ferner auch durch Aufenthalt im Hochgebirge.

Fettmast. Das im Körper abgelagerte Fett entstammt:

a) dem Nahrungsfett;

Wird ein in seiner Zusammensetzung dem Körper fremdes Fett, z. B. Rüböl mit Erucasäure, in der Nahrung zugeführt, so findet man danach dieses Fett im Panniculus adiposus abgelagert.

b) den im Ueberschuß eingeführten Kohlehydraten, aus denen Fett durch Reduktion und Synthese gebildet werden kann.

Bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten erfolgt nämlich neben Glykogenansatz auch Ansatz von Körperfett. Dementsprechend kann dann der respiratorische Quotient größer als 1 werden, denn aus den im Körper reduzierten und in Fett umgewandelten Kohlehydraten wird Sauerstoff frei, der neben dem eingeatmeten Sauerstoff zur Kohlensäurebildung verwendet wird. Diese Umwandlung ist zweckmäßig, weil das so abgelagerte Reservematerial bei möglichst geringem Gewicht doch großen Energiegehalt (siehe S. 134) hat.

Daß auch aus Eiweiß Fett im Körper gebildet wird, erscheint möglich.

Um Fettmast zu erzielen, ist die Zufuhr reichlicher Mengen von Fett und Kohlehydraten neben mittleren Gaben Eiweiß am günstigsten. Für die Fettmast ist auch Körperruhe günstig.

3. Einfluß des **Wassers** und der **Salze.**

Die Steigerung der Trinkwasserzufuhr bewirkt eine allerdings kleine Zunahme der Stoffwechselgröße; außerdem nimmt am ersten Tage die Stickstoffausfuhr infolge besserer Ausspülung der stickstoffhaltigen Endprodukte aus dem Körper beträchtlich zu.

Reichliche Wasserzufuhr soll für Fettmast günstig sein.

Durch vermehrte Salzzufuhr scheint keine Veränderung der Stoffwechselgröße bewirkt zu werden, falls nicht durch das Uebermaß an Salzen den Geweben Wasser entzogen und dadurch der Stoffwechsel gesteigert wird (siehe S. 124).

4. Einfluß der **Genußmittel.**

Zufuhr von Alkohol ändert die Stoffwechselgröße nicht. Der Alkohol wird im Körper gerade so wie die anderen stickstofffreien

Nahrungsstoffe, und zwar schon kurze Zeit nach seiner Einfuhr, vollständig verbrannt und kann deshalb Kohlehydrate und Fett in der Nahrung vertreten. Da aber der Alkohol ein stark wirkendes Nervengift ist, so ist er kein wertvolles Brennmaterial.

Ueber die Wirkung anderer Genußmittel auf den Stoffwechsel sind die Angaben widersprechend.

5. Einfluß des **Sauerstoffs.**

Willkürliche Verstärkung oder Abschwächung der Atemtätigkeit hat gar keinen Einfluß auf den Stoffwechsel, soweit nicht durch verminderte oder vermehrte Ventilation die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung für wenige Atemzüge etwas verändert wird, und nicht durch die veränderte Tätigkeit der Atemmuskulatur allein die Verbrennungsgröße beeinflußt wird.

Verminderung des Hämoglobingehaltes des Blutes durch Blutentziehung bis auf die Hälfte bewirkt auch keine Veränderung der Stoffwechselgröße, weil in diesem Falle immer noch durch vermehrte Atem- und Herztätigkeit und bessere Ausnützung des Oxyhämoglobins der Sauerstoffbedarf des Körpers vollständig gedeckt wird.

Tritt aber wirklich Mangel an Sauerstoff ein, z. B. bei anhaltender Atemnot, bei erheblicher Verminderung des Luftdruckes, so nimmt die Stoffwechselgröße nicht etwa ab, sondern im Gegenteil zu. Namentlich kommt es zu einer beträchtlichen Steigerung des Eiweißzerfalls. Die Verbrennung ist in dem Falle eine unvollständige, was sich darin äußert, daß erhebliche Mengen von Milchsäure durch den Harn ausgeschieden werden (siehe S. 29).

Aufenthalt im Hochgebirge steigert die Verbrennungsgröße des Körpers, hat zugleich aber einen günstigen Einfluß auf den Eiweißansatz.

II. Einfluß der Leistungen und der Wärmeabgabe auf den Stoffwechsel.

Gewisse Leistungen kommen im Organismus fortwährend, auch bei Nüchternheit und Ruhe vor, d. s. die Leistungen des Herzens, der Atemmuskeln, der sezernierenden Nieren u. a.; von diesen wird hier abgesehen, weil sie von dem eigentlichen Ruhestoffwechsel nicht zu trennen sind.

1. Einfluß der **Muskelarbeit.**

Bei der Arbeit nimmt der respiratorische Stoffwechsel, mithin die gesamte Verbrennungsgröße zu. Es können dabei die Verbrennungsprozesse auf etwa das Fünffache ihres Betrages in der Ruhe gesteigert werden. Der respiratorische Quotient zeigt bei mäßiger

Arbeit keine Veränderung gegenüber dem der Ruhe. Bei angestrengter Arbeit dagegen kann die Kohlensäureausscheidung stärker steigen als die Sauerstoffaufnahme, so daß dann der respiratorische Quotient größer wird.

Die Stickstoffausscheidung wird meist durch mäßige Arbeit nicht gesteigert; die Arbeit beruht demnach meist auf Mehrverbrennung von stickstofffreier Substanz, Kohlehydraten oder Fett. Manchmal findet sich jedoch auch Steigerung der Stickstoffausfuhr bei Arbeit, und das ist immer der Fall bei ausschließlicher oder vorwiegender Eiweißnahrung. Bei sehr angestrengter Arbeit kann es aber auch trotz reichlicher Zufuhr von Fett und Kohlehydraten zu einer Steigerung des Eiweißverbrauches kommen.

Bei der Arbeit muß die Menge der zugeführten Nahrung, um den Körper auf seinem Stoffbestande zu erhalten, größer sein als in der Ruhe. Das hiefür berechnete rationelle Kostmaß beträgt:

130 g Eiweiß, 100 g Fett, 500 g Kohlehydrate.

In diesem Kostmaß wird auch eine größere Menge Eiweiß gefordert, weil der Arbeiter eine stärker entwickelte Muskulatur, d. h. einen größeren Eiweißbestand, mithin auch ein größeres Eiweißbedürfnis hat als der wenig oder nicht Arbeitende. Zudem bezweckt die richtige Ernährung eines Arbeiters nicht nur, ihn auf seinem Stoffbestand zu erhalten, sondern, da die Leistungsfähigkeit wächst mit der Muskelmasse, diese durch Fleischmast zu vermehren.

2. Einfluß der **Verdauungsarbeit.**

Unter Verdauungsarbeit versteht man die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen, die Bewegungen des Verdauungsschlauches und die Tätigkeit der Darmepithelien bei der Resorption.

Die Verdauungsarbeit bedingt eine Zunahme des Stoffwechsels, besonders auch der Eiweißverbrennung; während der Verdauung ist die Stickstoffausscheidung im Harn gesteigert.

Die Zunahme des Stoffwechsels bei Einfuhr von Fett und Kohlehydraten wird sogar ganz der Verdauungsarbeit zugeschrieben.

3. Einfluß der **Wärmeabgabe** und der **Körpertemperatur.**

Um die Körpertemperatur konstant zu erhalten, muß die Wärmeproduktion gleich der Wärmeabgabe gemacht werden (siehe Kapitel XIV). Deshalb nimmt die Stoffwechselgröße bei gesteigerter Wärmeabgabe (niedriger Außentemperatur) zu, bei verminderter Wärmeabgabe (hoher Außentemperatur) ab. Diese Stoffwechseländerung betrifft vorzugsweise die Fett- und Kohlehydratverbrennung. Die Zunahme der Stoffwechselgröße bei vermehrter Wärmeabgabe beruht auf reflektorischer Steigerung der Verbren-

nungen in den Muskeln, die sich sogar in Muskelkontraktionen (Muskelzittern) äußern kann.

Die Fähigkeit des menschlichen Körpers, großen Schwankungen der Außentemperatur sich anzupassen, ist freilich eine begrenzte. Bei sehr niedriger Temperatur kann der Wärmeverlust größer werden als die Wärmebildung. Dadurch kommt es zu einem Sinken der Körpertemperatur. Je tiefer die Körpertemperatur sinkt, um so träger verläuft aber der ganze Lebensprozeß, um so weniger Wärme wird dann gebildet, bis zuletzt die Verbrennungsprozesse überhaupt aufhören und der Erfrierungstod eintritt. Ist die Außentemperatur so groß, daß der Körper mehr Wärme bildet, als er abgeben kann, dann steigt die Körpertemperatur. Die Folge davon ist aber eine Steigerung der Intensität der Lebensprozesse, mithin auch der Wärmebildung, und es kommt zuletzt zu einer Ueberhitzung des Körpers, die ebenfalls zum Tode führt. Bei dieser Stoffwechselsteigerung ist auch der Eiweißverbrauch beträchtlich gesteigert.

Innerhalb der Grenzen des Anpassungsvermögens hat demnach niedrige Außentemperatur Steigen des Stoffwechsels, hohe Außentemperatur Sinken des Stoffwechsels zur Folge. Außerhalb dieser Grenzen ist aber gerade das Umgekehrte der Fall: bei niedriger Temperatur Herabsetzung, bei höherer Temperatur Zunahme des Stoffumsatzes. Im letzteren Falle verhält sich der Mensch gerade so wie die Kaltblüter, bei denen die Größe des Stoffumsatzes mit der Außentemperatur steigt oder fällt.

Uebrigens kommen für die Temperaturregulation des Menschen außer der reflektorischen Veränderung der Stoffwechselgröße noch in viel höherem Maße andere zur Regulation der Wärmeabgabe dienende Vorgänge in Betracht (siehe S. 137).

4. Einfluß der **Sinneserregungen** und der **Geistestätigkeit.**

Hautreize, starke Lichteindrücke steigern Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme.

Im Schlafe ist der respiratorische Stoffumsatz beträchtlich herabgesetzt wegen der Muskelruhe und des Fortfalles der Sinneserregungen. Der Eiweißumsatz wird durch den Schlaf nicht beeinflußt.

Ein Einfluß der geistigen Arbeit auf den Stoffwechsel konnte bis jetzt nicht sicher festgestellt werden.

III. Einfluß der Körpergröße, des Alters und des Geschlechts auf den Stoffwechsel.

Kleine Individuen haben zwar einen absolut kleineren, auf die Gewichtseinheit berechnet dagegen größeren Stoffverbrauch als größere, hauptsächlich deshalb, weil die wärmeabgebende Oberfläche im Verhältnis zur wärmeproduzierenden Gesamtmasse des Körpers bei kleinen Individuen größer ist als bei großen, die ersteren also relativ mehr Wärme produzieren müssen, um eine konstante Körpertemperatur zu erhalten, als die letzteren (siehe S. 137).

Daher ist der Stoffwechsel auch beim Kinde relativ größer, absolut dagegen kleiner, als beim Erwachsenen (siehe auch S. 71). Berechnet man den Stoffverbrauch auf gleiche Körperoberfläche, so ergibt sich freilich, daß er bei Kindern doch noch größer ist, als bei Erwachsenen; die Ursachen dieser relativen Verschiedenheiten des Stoffverbrauchs sind nicht bekannt. Im Greisenalter ist der Stoffwechsel kleiner als im mittleren Lebensalter.

Wegen der verschiedenen Körpergröße ist auch der Stoffumsatz beim Weibe absolut kleiner als beim Mann. Das für das Weib aufgestellte Kostmaß ist kleiner als das für den Mann. Es werden für die erwachsene, ruhende Frau verlangt: 90 g Eiweiß, 40 g Fett, 350 g Kohlehydrate. Hiervon abgesehen, hat sich ein Einfluß des Geschlechtes auf die Stoffwechselgröße nicht nachweisen lassen.

Anhang: Der Stoffwechsel wird auch beeinflußt von den Produkten der **inneren Sekretionen**, z. B. derjenigen der Schilddrüse. Siehe darüber Kapitel XII.

---

2. Teil. Umsatz und Auslösung der Energie.

Die chemische Energie der organischen Körpersubstanzen wird bei der physiologischen Verbrennung in kinetische Energie, Wärme und Bewegung, umgesetzt.

Dieser Energieumsatz kann gesteigert werden durch Reize, die auf die lebendige Substanz wirken. Die Reize haben ihren Ursprung entweder im Körper selbst und dienen der Regelung der Beziehungen der einzelnen Organe zueinander, oder sie entstammen der Außenwelt und vermitteln durch ihre erregende Wirkung die Beziehungen des Körpers zu seiner Umgebung. Zur Aufnahme der Reize besitzt der Körper besondere Organe, die Sinnesorgane. Die Erregung wird von den Sinnesorganen durch einen besonderen Reizleitungsapparat, das Nervensystem, den Gebilden zugeleitet, in denen der Energieumsatz statt hat, das sind hauptsächlich die Muskeln.

Die Lehre vom Energieumsatz und der Auslösung der Energie umfaßt demnach folgende Kapitel:

1. Wärmebildung und Körpertemperatur.
2. Bewegung (Muskelkontraktion).
3. Funktionen des Nervensystems.
4. Funktionen der Sinnesorgane.

Kapitel XIV. Wärmebildung und Körpertemperatur.

1. Wärmeproduktion.

Die im Tierkörper gebildete Wärme entstammt der chemischen Energie der brennbaren Nahrungsstoffe. Im ruhenden Körper wird, wenn keine Energie für äußere Arbeit verbraucht wird, so viel Wärme gebildet, als der bei den Verbrennungsprozessen frei gewordenen chemischen Energie entspricht. Das Gesetz der Erhaltung der Energie gilt also auch für den Energieumsatz des lebendigen Körpers.

Dem Körper kann übrigens Wärme auch zugeführt werden durch Aufnahme von Speisen und Getränken, die wärmer sind als der Körper. Diese Wärmezufuhr ist aber nur von geringem Betrage und kommt überdies nicht regelmäßig vor.

Im arbeitenden Körper ist die ganze umgesetzte Energie gleich der Summe der gebildeten Wärme und der geleisteten äußeren Arbeit.

Die Arbeit des Herzens, der Eingeweidemuskeln, des Atemapparates wird dabei nicht als „äußere" Arbeit in Rechnung gezogen, weil sie noch im Körper in Wärme übergeführt wird.

Das Maß der Wärme ist die Kilogrammkalorie, d. i. die Wärmemenge, durch die 1 kg Wasser von 0° auf 1° C. erwärmt wird. Die technische Maßeinheit der Arbeit ist das Meter-Kilogramm, d. i. die Arbeit, die geleistet wird, wenn 1 kg 1 m hoch gehoben wird. 1 kg-Kal. ist an Energiemenge gleich 427 mkg. Die absolute Maßeinheit der Arbeit, das Erg, ist gleich rund 10^{-8} mkg.

Die chemische Energie einer brennbaren Substanz wird angegeben durch ihre Verbrennungswärme, d. i. die Wärme, die bei vollständiger Verbrennung der Substanz frei wird. Es beträgt z. B. die Verbrennungswärme von 1 g

Wasserstoff . .	34,0 kg-Kal.	Zucker	3,7 kg-Kal.
Kohlenstoff . .	8,0 „	Stärke	4,5 „
Fett	9,3 „	Eiweiß	5,5 „

Eiweiß verbrennt im Körper nicht vollständig, denn die aus ihm gebildeten stickstoffhaltigen Verbrennungsprodukte sind noch brennbar. Zieht man die Verbrennungswärme derselben von der des Eiweiß ab, so bleiben für 1 g Eiweiß noch etwa 4,1 kg-Kal.

Freilich liefert die physiologische Verbrennung des Eiweiß doch noch mehr Wärme, weil bei derselben erst einfachere Verbrennungsprodukte entstehen, aus denen der Harnstoff u. a. erst nachträglich durch Synthese unter Wärmebindung gebildet werden. Auch bei anderen, im Körper manchmal vorkommenden Synthesen, z. B. Fettbildung aus Kohlehydraten, wird ein Teil der im Körper gebildeten Wärme wieder gebunden.

Sieht man von der zuletzt erwähnten Komplikation ab, so erhält man als physiologische Verbrennungswärme für:

1 g Eiweiß (oder Leim): 4,1 kg-Kal., 1 g Fett: 9,3 kg-Kal.,
1 g Kohlehydrate: 4,1 kg-Kal.

Hinsichtlich der Wärmebildung sind demnach für den Organismus gleichwertig oder isodynam:

2,3 g Eiweiß (oder Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrate.

Auf 1 g des für die Verbrennung verbrauchten Sauerstoffs berechnet erhält man für die Verbrennung aller Nahrungsstoffe nahezu den gleichen Wärmewert, nämlich im Mittel 3,4 kg-Kal.

Kennt man die Größe des Stoffumsatzes, so läßt sich aus der Verbrennungswärme der verbrannten Stoffe die Menge der gebildeten Wärme berechnen. Umgekehrt kann man durch Bestimmung der gebildeten Wärmemenge über die Größe des Stoffumsatzes Aufschluß erhalten; freilich gibt die Bestimmung der Wärmeproduktion nicht über den Verbrauch der einzelnen Nahrungsstoffe Aufschluß.

Die Wärmeproduktion wird durch Wasser- oder Luftkalorimeter gemessen: Beim Wasserkalorimeter befindet sich der Körper in einem Behälter, der von einer Wasserhülle umgeben ist; letztere nimmt die Wärme auf und sammelt sie an. Die zur Atmung nötige Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet; die abgeleitete Luft geht durch ein Schlangenrohr, das durch die Wasserhülle führt und auch seine Wärme an das Wasser abgibt. Aus der Temperaturerhöhung des Wassers ist die vom Körper abgegebene Wärme zu berechnen, die gleich der vom Körper gebildeten ist, wenn die Körpertemperatur zu Anfang und zu Ende des Versuchs gleich ist. Beim Luftkalorimeter ist der Behälter von einer Lufthülle umgeben, welche die Wärme aufnimmt, aber auch an die Umgebung weiter abgibt. Bei gleichgehaltener Umgebungstemperatur hängt die Temperatur der Luft der Hülle, mithin auch ihr Volum, das mittels Volummeter gemessen wird, in einer durch Aichung des Apparates festzustellenden Weise von der produzierten Wärme ab.

Der ruhende erwachsene Mann produziert in 24 Stunden etwa 2400 kg-Kal., in 1 Stunde 100 kg-Kal.; 1 kg des Körpers produziert in 24 Stunden 34 kg-Kal., in 1 Stunde 1,4 kg-Kal.

Die Größe der Wärmeproduktion muß von denselben Einflüssen abhängig sein wie die Größe des Gesamtstoffwechsels. Auch Arbeitsleistung steigert die Wärmeproduktion, weil das Mehr an Energie, das dabei umgesetzt wird, nur zum Teil zur Leistung äußerer Arbeit verwertet werden kann, der Rest wird zu Wärme. Vom arbeitenden Körper wird im günstigsten Falle nur etwa ein Viertel der ganzen umgesetzten Energie in mechanische Arbeit verwandelt, die übrigen drei Viertel werden zu Wärme. Der erwachsene Mann produziert bei angestrengter Arbeit in 24 Stunden auf 1 kg seines Körpergewichts eine Wärmemenge, die einschließlich der in Wärme umgerechneten äußeren Arbeit 55 kg-Kal. beträgt.

2. **Wärmeabgabe.**

Der Körper verliert fortwährend Wärme und zwar:

1. Durch Strahlung und Leitung von der Körperoberfläche an die umgebende Luft, die in der Regel kälter ist als der Körper.

2. Durch Verdunsten des Wassers von der Hautoberfläche, besonders bei Schweißsekretion, wodurch der Körper noch erheblich Wärme abgeben kann, selbst wenn er sich in Luft von höherer Temperatur als Körpertemperatur befindet.

3. Durch die Ausatmung der auf Körpertemperatur erwärmten und mit Wasserdampf gesättigten Respirationsluft. Der Wasserdampf kommt in die Exspirationsluft durch Wasserverdunstung auf der Schleimhautoberfläche der Luftwege.

4. Durch Erwärmung der aufgenommenen Speisen und Getränke, resp. Entleerung der körperwarmen Ausscheidungen (Harn, Kot).

Von der gesamten abgegebenen Wärme entfallen gewöhnlich etwa 80 % auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der

Hautoberfläche, 15 % auf die Wasserverdunstung von der Schleimhaut der Luftwege, der Rest zur Hälfte auf die Erwärmung der Respirationsluft, zur Hälfte auf die Exkrete.

Der Anteil, der auf die einzelnen Arten von Wärmeabgabe entfällt, ist aber unter verschiedenen Bedingungen sehr verschieden groß. Die Wärmeabgabe durch Leitung von der Hautoberfläche und durch Erwärmen der eingeatmeten Luft ist um so größer, je niedriger die Lufttemperatur ist; die Wärmeabgabe durch Verdunstung wird um so größer, je trockener die Atmosphäre und je stärker die Schweißsekretion ist. Die Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft hängt auch ab von der Zahl und Tiefe der Atemzüge.

3. Körpertemperatur.

Der Mensch gehört zu den warmblütigen oder homoiothermen Tieren, deren Körpertemperatur, abgesehen von sehr geringen Schwankungen, konstant ist. Die Körpertemperatur des Menschen beträgt 36,5—37,5 ° C.

Die Körpertemperatur wird gemessen durch Einführen von Thermometern in den Mastdarm, die Scheide, die Mundhöhle oder in die durch passende Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle.

Aus den Geweben, namentlich den Muskeln und größeren Drüsen, wo die Wärme hauptsächlich gebildet wird, gelangt sie teils direkt durch Leitung, teils indirekt mit dem Blut zur Haut, von der sie nach außen abgegeben wird. Daher ist die Temperatur der Muskeln etwas höher, die der Haut niedriger als die des Blutes.

Die Körpertemperatur zeigt einige regelmäßige geringe Schwankungen: sie ist bald nach Mitternacht am geringsten (36,5 °), nachmittags am größten (37,5 °), steigt etwas nach Nahrungsaufnahme und bei Muskelarbeit.

Säugetiere haben ungefähr dieselbe Körpertemperatur wie der Mensch, bei Vögeln ist sie höher (40—45 °). Die Körpertemperatur der kaltblütigen oder poikilothermen Tiere ist wenige Grad (1—4 °) höher als die ihrer Umgebung, vorausgesetzt, daß die Tiere nicht unmittelbar vor der Messung in einem wärmeren oder kälteren Medium sich befanden. Säugetiere, die in Winterschlaf verfallen, verhalten sich während des Winterschlafes hinsichtlich ihrer Temperatur wie Kaltblüter.

4. Temperaturregulation.

Die Körpertemperatur bleibt konstant, wenn die Wärmeproduktion immer gleich der Wärmeabgabe ist. Treten Veränderungen der Wärmeproduktion (z. B. bei Muskelarbeit) oder der Wärmeabgabe (z. B. bei heißem oder kaltem Wetter) ein, so müssen durch die Temperaturregulation Produktion und Abgabe sofort wieder gleich gemacht werden, damit die Körpertemperatur konstant bleibt.

Die Temperaturregulation geschieht durch Vermittlung des Nervensystems.

Von einigen Autoren ist angegeben worden, daß im Kopf des Corpus striatum ein Wärmezentrum liegt, von dem aus die an der Temperaturregulation beteiligten Mechanismen beherrscht werden und dessen Reizung Temperaturerhöhung (Wärmestich), dessen Lähmung Temperaturerniedrigung bewirkt. Nach Durchschneiden des Halsmarkes verhalten sich die Warmblüter hinsichtlich ihrer Körpertemperatur wie Kaltblüter.

Durch die Temperaturregulation kann sowohl die Größe der Wärmeproduktion als auch die der Wärmeabgabe verändert werden.

Veränderung der Wärmeproduktion (chemische Temperaturregulation) erfolgt, wenn die Wärmeabgabe des Körpers durch Temperaturänderung des umgebenden Mediums verändert wird. Bei kaltem Wetter wird die Wärmeproduktion gesteigert, und zwar in solchem Grade, daß unwillkürliche Muskelkontraktionen eintreten können (Zähneklappern, Muskelzittern). Sehr deutlich zeigt sich diese Veränderung der Wärmeproduktion im Hunger.

Bei kleineren Tieren ist das Verhältnis der wärmeabgebenden Körperoberfläche zur wärmeproduzierenden Körpermasse größer als bei großen Tieren. Daher müssen kleine Tiere mehr Wärme für 1 kg des Körpers produzieren, als große, um eine bestimmte Temperatur zu behalten. Der erwachsene ruhende Mensch produziert z. B. pro Stunde und Kilogramm des Körpers 1,4 kg-Kal., das Kind im vierten Lebensjahr etwa 3 kg-Kal., das Kaninchen 5,6 kg-Kal.

Beim erwachsenen Menschen kommt auf 1 m^2 Oberfläche eine Wärmeabgabe von etwa 1000 kg-Kal. in 24 Stunden, bei Kindern aber noch etwas mehr (siehe auch S. 132).

Veränderung der Wärmeabgabe (physikalische Temperaturregulation) erfolgt durch:

1. Vermehrung oder Verminderung der Blutzufuhr zur Haut, wodurch die Wärmezufuhr zur wärmeabgebenden Körperoberfläche vergrößert oder verkleinert wird. Der Blutzufluß zur Haut wird gesteigert durch Erweiterung der Hautgefäße und größere Frequenz der Herzschläge, vermindert durch Verengerung der Hautgefäße und geringere Pulsfrequenz.

Die Veränderung der Gefäßweite ist bedingt teils durch direkte Einwirkung der Temperaturänderung auf die Gefäße, teils durch reflektorische oder zentrale Veränderung der Erregung der Gefäßnerven.

2. Sekretion von **Schweiß,** durch dessen Verdunsten dem Körper Wärme entzogen wird.

Beim Verdunsten von 1 Liter Wasser werden etwa 600 kg-Kal. gebunden.

Der Schweiß ist eine sehr wasserreiche Flüssigkeit.

Er enthält meist nicht mehr, als etwa 1% Trockensubstanz und zwar 0,7% Salze (hauptsächlich Kochsalz) und 0,3% organische Substanzen (darunter 0,15% Harnstoff). Er reagiert sauer, neutral oder alkalisch, schmeckt salzig und riecht eigentümlich.

Der Schweiß wird sezerniert in den Schweißdrüsen.

Die Schweißdrüsen sind lange unverästelte Röhrchen, die an ihrem inneren Ende einen rundlichen Knäuel von 0,3—0,7 mm Durchmesser bilden. Der Knäuel ist ein vielfach gewundener Kanal mit einer einfachen Lage kubischer Zellen.

Die Schweißsekretion ist abhängig vom Nervensystem. Das Zentrum für die Schweißsekretion liegt in der Medulla oblongata.

Untergeordnete Schweißzentren werden auch im Rückenmark angenommen, weil bei Katzen nach Durchschneiden des Halsmarks noch durch Temperaturerhöhung Schweißsekretion in den Hinterpfoten hervorgerufen wird.

Die sekretorischen Nerven der Schweißdrüsen verlaufen durch das Rückenmark in den Sympathicus und von da zu anderen peripheren Nerven.

Reizung des Ischiadicus oder des Plexus brachialis der Katze hat Schweißsekretion der Pfote zur Folge.

Die Schweißsekretion beruht nicht auf Filtration der Blutflüssigkeit, sondern auf spezifischer Drüsentätigkeit, weil ihre Größe unabhängig ist vom Blutdruck. Sie kann in einem amputierten Beine durch Nervenreizung noch 20 Minuten nach der Amputation hervorgerufen werden.

Die Schweißsekretion wird hauptsächlich angeregt dadurch, daß das Schweißzentrum teils direkt, teils reflektorisch durch die Temperaturzunahme erregt wird, zum Teil aber auch dadurch, daß die Temperaturzunahme direkt auf die Schweißdrüsen wirkt.

Die Schweißsekretion beginnt, wenn die Körpertemperatur um 0,3—0,5° über die Normaltemperatur steigt; sie kann auch veranlaßt werden durch Dyspnoë, durch psychische Einflüsse (Angstschweiß) und durch Gifte (Pilokarpin). Atropin wirkt hemmend auf die Schweißsekretion.

Begünstigt wird die Schweißsekretion durch reichliches Wassertrinken.

3. Steigerung oder Verminderung der Frequenz und Tiefe der Atemzüge (Wärmedyspnoë, siehe S. 67), wodurch eine größere oder geringere Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft bewirkt wird.

Erweiterung der Hautgefäße, Schweißsekretion, gesteigerte Atem- und Pulsfrequenz erfolgen z. B. bei Muskelarbeit (d. i. bei gesteigerter Wärmeproduktion) oder bei hoher Außentemperatur (heißem Wetter), Verengerung der Hautgefäße erfolgt bei niedriger Außentemperatur (kaltem Wetter).

Uebermäßige Wärmeabgabe wird erschwert durch den Panniculus adiposus, weil das Fett die Wärme schlecht leitet.

Bei Tieren dienen Haare und Federn dazu, die Wärmeabgabe einzuschränken.

Willkürlich regulieren wir die Wärmeabgabe durch Heizung der Wohnräume, durch Kleidung, Haltung des Körpers (Zusammenkauern), Aufnahme

kalter oder warmer Getränke, die Wärmeproduktion durch willkürliche Muskeltätigkeit.

Die Erhaltung der Körpertemperatur durch die Temperaturregulation ist jedoch beschränkt. Die Temperaturregulation versagt, wenn die Temperatur der Umgebung zu hoch oder zu niedrig ist, so daß die Veränderung der Wärmeproduktion und Wärmeabgabe nicht mehr genügt, um ein Steigen oder Sinken der Körpertemperatur zu verhindern. Auch zu große Feuchtigkeit der Luft bei warmem Wetter kann die Temperaturregulation stören (Hitzschlag). Bei sehr großer Kälte tritt überdies eine Störung der Temperaturregulation dadurch ein, daß die Kälte lähmend auf die Gefäßmuskulatur wirkt, mithin die Hautgefäße sich abnorm erweitern. Wenn die Temperaturregulation versagt und die Körpertemperatur unter 19° sinkt oder über 42° steigt, so tritt der Tod ein.

Im Fieber ist die Temperaturregulation auf eine abnorm hohe Körpertemperatur eingestellt, die Körpertemperatur also erhöht, die Wärmeproduktion gesteigert.

Bei Kaltblütern ist die Wärmeproduktion um so größer, je höher die Temperatur des Mediums ist, weil die Intensität der Verbrennungsprozesse im Körper mit steigender Temperatur zunimmt. Für die Warmblüter hat die Konstanz der Körpertemperatur den Vorteil, daß die Leistungsfähigkeit des Organismus unabhängig ist von den Schwankungen der Temperatur der Umgebung.

Kapitel XV. **Allgemeine Muskelphysiologie.**

Die aktiven Bewegungen des Körpers beruhen auf der Kontraktion der Muskeln, deren Fasern sich in ihrer Längsrichtung verkürzen und durch Bewegung der mit ihnen verbundenen Teile Arbeit leisten.

Anatomische Vorbemerkung. Der quergestreifte Skelettmuskel ist zusammengesetzt aus 0,01—0,06 mm dicken, bis zu 12 cm langen Muskelfasern, die von Bindegewebe (Perimysium internum und externum) umhüllt und zusammengehalten werden. In der bindegewebigen Hülle verlaufen Gefäße und Nerven. Die Muskelfaser ist ein Bündel parallel gelagerter Fibrillen mit einer protoplasmatischen Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, das umgeben ist von einem strukturlosen Schlauche, dem Sarkolemm. Dicht unter dem Sarkolemm befinden sich die Muskelkörperchen, das sind spindelförmige kernhaltige Protoplasmakörper.

Der glatte Muskel besteht aus hüllenlosen, bis 0,02 mm dicken, 0,5 mm langen, faserförmigen Zellen mit stäbchenförmigem Kern, die auch aus Fibrillen und Sarkoplasma zusammengesetzt sind.

Die Fibrillen, die die kontraktilen Teile zu enthalten scheinen, sind bei glatten Muskeln in ihrer ganzen Länge optisch doppeltbrechend (anisotrop). Bei quergestreiften sind sie aus abwechselnd aufeinanderfolgenden hellen einfachbrechenden (isotropen) und dunklen doppeltbrechenden (aniso-

tropen) Teilen zusammengesetzt. Die doppeltbrechende Muskelsubstanz hat eine optische Achse in der Längsrichtung der Fasern, in der das Licht einfach gebrochen wird. Die Beziehung der Doppelbrechung der Muskelfibrillen zur Kontraktilität ist noch unbekannt.

Die motorische Nervenfaser tritt in Verbindung mit der Muskelfaser, indem ihr Achsenzylinder übergeht in eine Verästelung, die in einer kernreichen, platten, dem Muskelsarkoplasma aufgelagerten Anhäufung von Protoplasma, der Nervenendplatte, liegt.

Die Kontraktion erfolgt, wenn der Muskel durch Reize erregt wird. Im erregten Muskel ist die physiologische Verbrennung gesteigert; dabei wird Energie frei, welche die Kontraktion und dadurch die Arbeitsleistung bewirkt. Die Art, wie die chemische Energie in mechanische Arbeit umgewandelt wird, ist noch unbekannt.

§ 1. Der Vorgang der Erregung des Muskels.

Die Erregung des Muskels äußert sich in gewissen chemischen und physikalischen (mechanischen, thermischen und elektrischen) Vorgängen.

I. Chemische Vorgänge der Muskelerregung.

Zusammensetzung des Muskels.

Die Reaktion des ruhenden Muskels ist neutral. Der Muskel enthält 25% Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiß 20%.

Zerreibt man frische Muskeln und preßt sie unter starkem Druck aus, so erhält man einen meist neutral reagierenden eiweißhaltigen Preßsaft, das Muskelplasma. Dasselbe gerinnt von selbst, indem zwei lösliche Eiweißstoffe des Plasma, **Myosin** und **Myogen,** in unlösliche Modifikationen, Myosinfibrin bzw. Myogenfibrin verwandelt werden. Die Gerinnung tritt auch bei der Totenstarre des Muskels auf.

Die sauer reagierende Lösung, die nach der Gerinnung des Muskelplasma übrig bleibt, heißt Muskelserum.

Ferner enthält der Muskel noch ungelöste Eiweißstoffe von unbekannter Natur, Kollagen, sowie Myochrom, einen dem Hämoglobin nahestehenden Farbstoff.

2. Kohlehydrate: Glykogen (bis zu 3%, zwischen den Muskelfibrillen abgelagert), Traubenzucker in geringen wechselnden Mengen, Inosit.

3. Fette, vorwiegend im Bindegewebe abgelagert, in Mengen, die je nach dem Mästungszustande wechseln.

4. Stoffwechselprodukte (1%), hauptsächlich Harnstoff, Kreatin und Xanthinbasen, sowie Fleischmilchsäure u. a.

5. Salze, besonders Kaliumphosphat (0,8%).

Natriumsalze sind im Muskel nur in geringen Mengen (0,1%) und zwar in der die Fasern umspülenden Gewebeflüssigkeit vorhanden, haben aber doch für den Muskel große Bedeutung; entzieht man die Natriumionen dem Muskel, so wird er unerregbar.

An Gasen ist aus dem Muskel Kohlensäure, dagegen kein Sauerstoff durch Auspumpen zu erhalten.

Die physiologischen Verbrennungen gehen fortwährend schon

im ruhenden Muskel vor sich; sie sind erkennbar daran, daß das arterielle Blut im Muskel venös wird.

Im erregten Muskel sind die Verbrennungsprozesse sehr gesteigert. Bei anstrengender Tätigkeit wird vom Körper etwa 5mal so viel Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure abgegeben als in Ruhe. Es werden bei mäßiger Arbeit meist mehr Kohlehydrate oder Fette verbrannt, wenn diese in ausreichender Menge vorhanden sind, nicht aber mehr Eiweiß. Das geht hervor aus Bestimmungen des Gesamtstoffwechsels bei Ruhe und Arbeit des Körpers. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung sind immer gesteigert bei Muskelarbeit, die Stickstoffausscheidung dagegen nur bei sehr angestrengter Muskelarbeit oder dann, wenn in der Nahrung nicht hinreichend stickstofffreie Substanzen zur Deckung der Muskelarbeit eingeführt werden, z. B. bei reiner Eiweißkost.

Der respiratorische Quotient verändert sich durch Muskelarbeit nicht, wenn die Arbeit nicht zur Ermüdung des Muskels führt; er wird vergrößert bei ermüdender Arbeit.

Der Glykogengehalt sowohl der Muskeln als auch der Leber nimmt bei der Muskeltätigkeit ab. Auch ein Verlust an Körperfett kann durch Muskelarbeit erzielt werden.

Der tätige Muskel reagiert sauer. Der Gehalt des Muskels an Fleischmilchsäure nimmt bei starker Erregung zu.

Ausgeschnittene Froschmuskeln können in sauerstofffreier Atmosphäre Arbeit leisten, obwohl in ihnen selbst keine Spur freien Sauerstoffs nachweisbar ist; sie leisten die Arbeit auf Kosten von Spaltungsprozessen mit unvollkommener Oxydation, sie ermüden aber bald.

Warmblütermuskeln enthalten höchstens einen geringen Vorrat an solchen spaltbaren Stoffen, denn sie verlieren nach kurzer Zeit ihre Erregbarkeit, wenn der Zufluß arteriellen Blutes gehemmt wird.

II. Physikalische Vorgänge der Muskelerregung.

A. Mechanische Veränderungen des erregten Muskels.

Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Der Muskel ist elastisch und in der Längsrichtung seiner Fasern dehnbar. Bei Dehnung nimmt seine Länge zu, die Dicke ab, das Volum ändert sich nicht.

Die Verlängerung durch Dehnung ist nicht proportional dem dehnenden Gewicht; ein und derselbe Belastungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel schon gedehnt ist. Daher ist die Dehnungskurve, d. h. die Kurve, deren Abszissen die dehnenden Lasten, deren Ordinaten die Längen des Muskels angeben, keine Gerade, sondern ähnlich einer Hyperbel. Auch zeigt der Muskel bei Belastung und Entlastung in hohem Grade die Erscheinung der elastischen Nachwirkung.

Der Froschmuskel zerreißt bei einer Belastung von 50 g auf 1 mm^2 Querschnitt.

a) Der Vorgang der Kontraktion.

Der erregte Muskel verkürzt und verdickt sich, sein Volum ändert sich nicht. Verhindert man die Verkürzung des Muskels, so nimmt seine Spannung bei der Erregung zu.

Sowohl die anisotropen als die isotropen Schichten des quergestreiften Muskels zeigen gleichsinnige Gestaltveränderung, wie der ganze Muskel. Dabei nimmt das Volum der anisotropen Teile etwas zu, das der isotropen etwas ab, was durch Wasserübertritt aus den isotropen in die anisotropen erklärt wird. Außerdem vermindert sich der Helligkeitsunterschied beider Substanzen.

Die Zuckung. Wird der Muskel von einem einzigen, kurz einwirkenden Reiz (etwa einem elektrischen Induktionsschlag) getroffen, so zieht er sich schnell zusammen und verlängert sich gleich darauf wieder. Man bezeichnet diesen Vorgang als Zuckung.

Der zeitliche Verlauf der Zuckung wird untersucht mit der graphischen Methode. Der Muskel wird verknüpft mit einem Schreibhebel, den er bei seiner Kontraktion bewegt, und der seine Bewegung aufschreibt auf eine an ihm vorbei bewegte Schreibfläche. Die Vorrichtung zur graphischen Registrierung der Muskelkontraktion heißt Myographion.

Isotonische Zuckung nennt man eine Zuckung, während der die Spannung des Muskels konstant bleibt. Die isotonische Zuckungskurve gibt den Verlauf der Verkürzung bei konstant bleibender Spannung an. Um eine isotonische Zuckungskurve zu erhalten, muß man einen Zeichenhebel verwenden, der möglichst wenig durch die Kontraktion des Muskels geschleudert wird. Man nimmt dazu einen leichten Hebel, hängt eine etwaige Last möglichst nahe der Achse an und läßt den Muskel weiter entfernt von der Achse angreifen. Wenn der Muskel unter normalen physiologischen Bedingungen arbeitet, so kontrahiert er sich übrigens niemals isotonisch, sondern immer mit Spannungsänderungen.

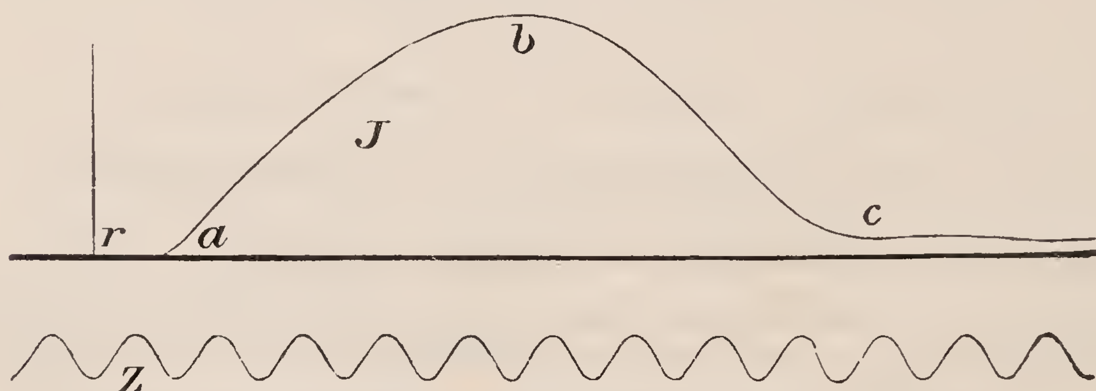


Fig. 8. Isotonische Zuckungskurve J eines Froschmuskels.
r: Zeitmoment, in dem die Reizung erfolgte. r bis a: Stadium der latenten Reizung. a bis b: Stadium der Verkürzung. b bis c: Stadium der Wiederverlängerung. Z: Kurve, die von einer schwingenden Stimmgabel gezeichnet wurde, um die Zeit zu registrieren; jede Schwingung entspricht 0,01 Sek.

Isometrische Zuckung nennt man eine Zuckung, bei der die Verkürzung des Muskels vollständig gehindert wird, so daß er Spannung entwickelt, ohne sich zu verkürzen. Der Verlauf der Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung wird registriert mit Spannungszeichnern.

Vom Momente der Einwirkung des Reizes bis zum Beginn der Kontraktion vergeht eine merkliche Zeit, das Stadium der latenten Reizung (siehe Fig. 8). Bei isotonischer Zuckung erfolgt die Verkürzung nun zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu einem Maximum. Dann verlängert sich der Muskel wieder, zuerst schneller, nachher langsamer, bis er seine Ruhelänge wieder erreicht hat. Oft bleibt nach der Zuckung allerdings noch ein geringer Verkürzungsrückstand zurück, besonders wenn die Belastung des Muskels gering ist. In entsprechend ähnlicher Weise verläuft die Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung.

Das Stadium der latenten Reizung beträgt beim Skelettmuskel etwa 0,004 Sek., bei den verschiedenen glatten Muskeln 0,25 bis 10,0 Sek.

Die Dauer der Zuckung beträgt beim zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 0,1—0,15 Sek., beim Warmblütermuskel weniger, bei manchen Insektenmuskeln sogar nur 0,003 Sek., beim Herzmuskel 0,15—0,3 Sek., bei glatten Muskeln 5 Sek. bis 2 Min. Verschiedene quergestreifte Muskeln desselben Tieres zucken verschieden schnell, z. B. beim Frosch der Gastrocnemius schneller als der Hyoglossus. Manche Tiere, z. B. Kaninchen, Vögel, haben langsam zuckende quergestreifte Muskeln, die rot und trübe aussehen und sarkoplasmareich sind, und rascher zuckende, die blaß aussehen und sarkoplasmaarm sind.

Die Größe der Verkürzung (Hubhöhe) beträgt bei der maximalen Zuckung des Froschskelettmuskels etwa 20 % der Faserlänge, bei glatten Muskeln etwa 45 %.

Einflüsse auf die Zuckung.

1. Die Temperatur. Innerhalb Temperaturen von etwa — 4° und + 40° C. sind Zuckungsdauer und Latenzstadium um so kleiner, je höher die Temperatur ist. Auch die Hubhöhe ändert sich mit der Temperatur, sie ist aber nicht einfach um so größer, je höher die Temperatur ist, sondern sie kann beim kalten Skelettmuskel sogar größer sein als beim warmen.

2. Die Belastung. Die Hubhöhe ist im allgemeinen um so geringer, je größer die am Muskel hängende Last ist; indes ist auch oft zu beobachten, daß die Hubhöhe des ganz unbelasteten Muskels etwas geringer ist als die des mäßig belasteten.

3. Die Ermüdung. Wenn ein Muskel viele Zuckungen nacheinander ausführt, nehmen die Zuckungsdauer und das Latenzstadium zu; die Hubhöhe nimmt bei den ersten Zuckungen um ein geringes zu, nachher stetig ab; schließlich tritt Erschöpfung ein, der Muskel wird unerregbar.

Kontraktionswelle. Reizt man nur eine beschränkte Stelle des Muskels, so zuckt doch der ganze Muskel. Die Kontraktion pflanzt

sich vom Reizorte aus ähnlich einer Welle nach beiden Enden durch die Fasern mit meßbarer Geschwindigkeit fort. Bei Nervenreizung geht die Kontraktionswelle vom Eintrittsorte des Nerven in die Faser aus.

Man mißt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle, indem man für zwei von dem gereizten Muskelende verschieden weit entfernte Stellen des Muskels den Zeitpunkt des Beginns der Verdickung mit Hilfe von aufgelegten leichten Schreibhebeln bestimmt. Die Verdickung beginnt an beiden Stellen in verschiedenen Zeitpunkten. In der Zeit, die zwischen beiden Zeitpunkten verstreicht, geht die Kontraktionswelle durch das Stück Muskel zwischen beiden Stellen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle beträgt im zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 5 m in der Sekunde, im Warmblütermuskel 10—15 m, im Froschherzmuskel 5 bis 10 cm, in glatten Muskeln 10—15 mm. Sie wird vermindert durch Abkühlung und Ermüdun g.

Beim quergestreiften Skelettmuskel geht die Kontraktion nie von einer Faser auf die anderen über, wohl aber beim glatten.

Summation der Zuckungen. Tetanus. Treffen mehrere Einzelreize einen Muskel so schnell nacheinander, daß das Reizintervall kürzer ist als die Zuckungsdauer, so summieren sich die von den einzelnen Zuckungen herrührenden Verkürzungen. Der Verkürzungszuwachs, den jeder folgende Reiz hinzufügt, ist dabei aber kleiner, als der vom vorhergehenden Reiz bewirkte. Schließlich wird ein Maximum der Verkürzung erreicht, das bei weiter folgender Reizung nicht überschritten wird. Bei hinreichend kleinem Reizintervall entsteht so durch Summation von Zuckungen eine Dauerverkürzung, die man Tetanus nennt. Der Tetanus des zimmerwarmen Froschskelettmuskels kommt zustande, wenn etwa 20 Reize in der Sekunde den Muskel treffen.

Beim unbelasteten Muskel kann die tetanische Hubhöhe bis zu 80 % der Faserlänge betragen, beim belasteten ist sie um so kleiner, je größer die Belastung ist.

Der normale Herzmuskel ist nicht tetanisierbar (siehe S. 36).

Die willkürliche Muskelkontraktion ist auch tetanischer Art. Das ist zu erkennen an den Aktionsströmen (siehe S. 147). Die Zahl der Erregungen bei willkürlicher Kontraktion ist für verschiedene Muskeln verschieden; sie beträgt 40—100 in 1 Sek. Auch die kürzeste willkürliche Kontraktion dauert noch länger, als eine durch künstliche Reizung erzeugte einzelne Zuckung.

Muskelton. Von künstlich gereizten Muskeln, die durch einen Schallleiter mit dem Ohr verbunden werden, hört man einen Ton, dessen

Schwingungszahl bei nicht zu großer Reizfrequenz der Zahl der Reize entspricht. Auch von willkürlich gereizten Muskeln ist ein Ton (von der Schwingungszahl 19 in der Sekunde) zu hören; dieser Ton beweist jedoch nicht die oszillatorische Erregung der Muskeln bei willkürlicher Kontraktion; denn auch bei Einzelzuckungen kann man Töne hören (siehe erster Herzton S. 40).

Oszillatorische Erregung, erkennbar an den Aktionsströmen, kommt auch vor bei manchen Dauerreizungen, z. B. der durch den konstanten elektrischen Strom, oder nach starker, kurzdauernder Einzelreizung, letzteres besonders bei Muskeln, die mit Veratrin vergiftet sind. Manche Dauerreize (chemische und thermische) bewirken aber auch Dauerkontraktionen, die nicht oszillatorische Erregung zeigen und die auch nicht vom Reizorte aus sich nach Art der Kontraktionswelle ausbreiten. Solche Dauerkontraktionen kommen auch noch bei narkotisierten Muskeln vor.

Der Herzmuskel dagegen vollführt bei Dauerreizung rhythmische Kontraktionen (siehe S. 36). Rhythmische Kontraktionen bei chemischer Dauerreizung sind freilich auch bei Skelettmuskeln zu beobachten, wenn man sie z. B. in die Biedermannsche Flüssigkeit (d. i. eine wässerige Lösung von 0,5% NaCl, 0,2% Na_2HPO_4, 0,05% Na_2CO_3) eintaucht.

b) Die Arbeitsleistung des erregten Muskels.

Dehnbarkeit des tetanisierten Muskels. Der tetanisierte Muskel ist dehnbarer als der ruhende; seine Dehnungskurve, die auch Aehnlichkeit mit einer Hyperbel hat, verläuft in der Regel steiler als die des ruhenden.

Die Arbeitsleistung ist das Produkt aus dem gehobenen Gewicht und der Hubhöhe. Die Hubhöhe ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional der Faserlänge. Die Kraft, mit der das Gewicht gehoben wird, ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional dem Querschnitt des Muskels.

Absolute Kraft des Muskels nennt man die Spannung, die der nicht gedehnte Muskel bei maximalem isometrischen Tetanus entwickelt. Die absolute Kraft beträgt für den quergestreiften Froschmuskel 3 kg, für den menschlichen Skelettmuskel 6 kg, für den glatten Froschmuskel 1 kg auf 1 cm^2 Querschnitt.

Die Arbeitsleistung des tätigen Muskels nimmt mit Zunahme der Last zunächst von Null an bis zu einem gewissen Maximum zu, dann wieder ab.

Das Maximum der Arbeit, die ein Muskel durch Erhebung einer konstant bleibenden angehängten Last um den Betrag der Verkürzung leisten kann, ist aber noch nicht die größtmögliche Arbeitsleistung, zu der der Muskel überhaupt befähigt ist. Mehr Arbeit leistet er nämlich, wenn während seiner weiteren Kontraktion die Last vermindert wird. Er verkürzt sich dann weiter und leistet so noch mehr Arbeit durch Erheben der verminderten Last.

Manche Muskeln des Menschen arbeiten vermöge der Gelenkeinrichtungen nach dem vorteilhaften Prinzip der Entlastung.

Arbeitsleistung unter Entlastung nach vorausgegangener kräftiger Anspannung des Muskels findet auch statt, wenn die Last nicht nur gehoben, sondern in die Höhe geworfen wird. Auch hier sind demnach besonders günstige Bedingungen für die Arbeitsleistung gegeben; dies äußert sich darin, daß die Last höher steigt, als der Verkürzung des Muskels entspricht.

Außer der eigentlichen Arbeitsleistung kommt den Muskeln auch die wichtige Aufgabe zu, gehobene Gewichte, sowie die einzelnen Körperteile gegeneinander zu halten, was ebenfalls unter Energieaufwand durch Anspannung der Muskeln geschieht.

Ein erwachsener Mann kann bei 8 Stunden Tätigkeit täglich eine Arbeit von etwa 300000 m-kg leisten.

B. Wärmebildung des erregten Muskels.

Von der im erregten Muskel umgesetzten Energie kann etwa ein Viertel zur Arbeitsleistung verwendet werden, der Rest wird zu Wärme.

Dieser mechanische Nutzeffekt ist groß im Vergleich zu dem Nutzeffekt der Dampfmaschinen.

Die gesamte umgesetzte Energie tritt als Wärme im erregten Muskel auf, wenn er keine äußere Arbeit geleistet hat; in diesem Falle kann man also durch Bestimmung der Erwärmung des erregten Muskels den gesamten Energieumsatz messen. Wenn beim Tetanus nach Erhebung des Gewichtes letzteres auf der Höhe gehalten wird, so leistet der Muskel hierbei keine weitere Arbeit, und infolgedessen wird die gesamte weiter umgesetzte Energie zu Wärme. Bei isometrischem Muskelakte wird alle umgesetzte Energie in Wärme verwandelt.

Um auch den isotonischen Muskelakt so zu leiten, daß der Muskel schließlich keine Arbeit geleistet hat, läßt man das gehobene Gewicht am Muskel hängen und bei der Wiederverlängerung wieder herabsinken. Die Messung der Muskelwärme geschieht bei ausgeschnittenen Froschmuskeln nach thermoelektrischer Methode mit Hilfe sehr feiner Thermosäulen. Beim Menschen kann die Erwärmung erregter Muskeln sogar direkt nachgewiesen werden durch feine Thermometer, die man der Haut über den Muskeln auflegt.

Der Froschskelettmuskel zeigt bei Einzelzuckung eine Temperaturzunahme von 0,001—0,005 ° C., bei Tetanus mehr. Die Wärmemenge, die die Zuckung von 1 g Froschmuskel liefert, beträgt etwa 3 Milligrammkalorien, was der Verbrennung von 0,0008 mg Zucker entspricht.

C. Elektrische Erscheinungen des erregten Muskels.

Erregte Stellen des Muskels verhalten sich elektrisch negativ gegen ruhende. Mit der Verkürzung fällt die Elektrizitätsentwicklung aber nicht zusammen, denn sie beginnt bei der Zuckung des

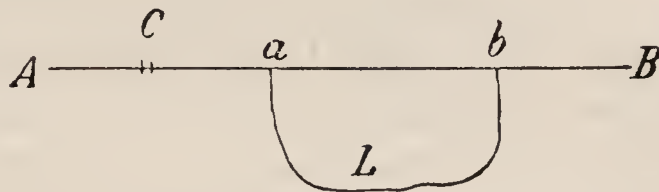


Fig. 9.

quergestreiften Skelettmuskels schon im Latenzstadium, und ist sogar größtenteils schon abgelaufen, ehe die Kontraktion beginnt. Der Kontraktionswelle geht also eine „Negativitätswelle" voraus.

Legt man einer Muskelfaser AB der Fig. 9 an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiters L an und reizt die Stelle C, so geht kurze Zeit darauf ein elektrischer Strom durch L von b nach a, wenn die Erregung bis a gelangt, mithin a negativ geworden ist, und bald danach ein Strom von a nach b, wenn die Erregung bei a schon abnimmt, bei b aber noch voll besteht. Diese Ströme, die sehr schnell nacheinander verlaufen, heißen **Aktionsströme;** sie werden am besten mit dem schnell reagierenden Kapillarelektrometer oder Saitengalvanometer nachgewiesen. (Siehe auch S. 166.)

Sekundäre Zuckung, sekundärer Tetanus. Legt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates auf die Oberfläche eines anderen Muskels auf und reizt den letzteren Muskel von seinem Nerven aus, so erfolgt Zuckung resp. Tetanus beider Muskeln, weil die Aktionsströme des gereizten Muskels durch den seiner Oberfläche aufgelegten Nerven des Nervmuskelpräparates gehen und diesen reizen. Dauerkontraktionen von nicht tetanischer Art geben keinen sekundären Tetanus.

Schneidet man einen Muskel quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines elektrischen Leiters an, so geht in dem Leiter ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt: **Ruhestrom des Muskels.** An der Schnittfläche fängt nämlich der Muskel an abzusterben, und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Muskel hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine „**negative Schwankung**" des Ruhestromes ein.

Läßt man den Muskel erst einige Zeit in einer dem Muskelsaft isotonischen Lösung gewisser nicht giftig wirkenden Kalisalze liegen und legt dann erst den Querschnitt an, so verhält sich die verletzte Stelle elektrisch indifferent oder schwach positiv gegen unverletzte Stellen.

Die elektromotorische Kraft des Ruhestromes des Muskels beträgt etwa 0,07 Volt.

Die beschriebenen elektrischen Erscheinungen sind durch die chemischen Vorgänge im erregten und absterbenden Muskel bedingt.

§ 2. Die Reize und die Erregbarkeit des Muskels.

Die Reize, die den Muskel erregen können, werden eingeteilt in:

A. indirekte, d. s. Reize, die zunächst den motorischen Nerven treffen, von dem dann die Erregung zum Muskel geleitet wird.

B. direkte, d. s. Reize, die den Muskel erregen, wenn sie ihn unmittelbar treffen. Der Muskel ist direkt, d. h. ohne Vermittlung des Nerven, erregbar. Dies geht hervor aus folgendem:

a) Im Froschsartorius breiten sich die Nervenfasern nur in der Mitte des Muskels aus, die beiden Enden sind, wie die mikroskopische Untersuchung gelehrt hat, in einer Ausdehnung von etwa ein Achtel der ganzen Länge nervenfrei. Reizt man ein solches nervenfreies Ende dieses Muskels, so tritt doch Erregung des Muskels ein.

b) Ammoniak erregt die Nervenfasern nicht, wohl aber den Muskel direkt.

c) Das amerikanische Pfeilgift Curare lähmt die Nervenendigungen des Skelettmuskels. Bei einem mit Curare vergifteten Tiere hat die Nervenreizung daher keine Wirkung mehr auf den Muskel, der curaresierte Muskel ist aber noch direkt erregbar.

Manche glatten Muskeln können in analoger Weise durch Vergiften mit Atropin entnervt werden; sie besitzen dann doch noch direkte Erregbarkeit.

d) „Idiomuskulärer Wulst" heißt eine lokale Kontraktion der Muskelfasern, die nach mechanischer Reizung besonders bei abnormen Muskeln (bei Ermüdung, Erkrankungen) an der Reizstelle entsteht, und von da sich oft nicht weiter ausbreitet. Der idiomuskuläre Wulst entsteht bloß an den direkt gereizten Muskelstellen, breitet sich also nicht dem Verlaufe der Nervenfasern nach aus.

Direkte Reize des Muskels sind:

1. Mechanische: Schneiden, Quetschen des Muskels wirkt erregend.

Die äußeren mechanischen Bedingungen haben auch Einfluß auf die Erregbarkeit. Bei gleicher Reizstärke wird nämlich um so mehr Energie umgesetzt, je größere Widerstände sich der Kontraktion des Muskels entgegenstellen. Dies ist zweckmäßig, weil der Muskel so von selbst gegen größere Hindernisse mehr Kraft aufwendet.

2. Thermische: Erwärmen über 40° bewirkt eine anhaltende Kontraktion, die schließlich in Wärmestarre übergeht. Die Erregbarkeit ist unterhalb 40° um so größer, je höher die Temperatur ist.

Manche glatten Muskeln verlängern sich bei mäßiger Erwärmung, verkürzen sich bei Abkühlung.

Auch direkte Reizung durch Licht ist bei manchen Muskeln (Irismuskel des Aales und Frosches) beobachtet worden.

3. Chemische: Gewisse chemische Agentien wirken erregend, z. B. Alkalien (auch Ammoniakgas), schädigen aber den Muskel zugleich, so daß er schließlich unerregbar wird. Andere Substanzen wirken bloß schädigend, ohne vorher zu erregen. Indifferent für den Muskel ist die Ringersche Lösung (siehe S. 36).

4. Elektrische: Ein konstanter Strom von hinreichender Stärke durch den Skelettmuskel in der Längsrichtung durchgeleitet, bewirkt bei seiner Schließung eine Zuckung oder einen kurzdauernden Tetanus, zuweilen auch bei der Oeffnung. Bei der Schließungszuckung geht die Kontraktionswelle von der Kathode, bei der Oeffnungszuckung von der Anode aus. Während der Dauer des Durchfließens des Stromes zeigt der Muskel eine Dauerverkürzung an der Kathode, die aber geringer ist als die Verkürzung der Schließungszuckung, und die sich nicht nach Art der Kontraktionswelle von der Kathode aus ausbreitet.

Wird der Strom genau quer durch die Muskelfaser geleitet, so wirkt er nicht erregend.

Glatte Muskeln bedürfen zu ihrer Erregung stärkerer Ströme als quergestreifte; bei glatten Muskeln tritt die Schließungsdauerkontraktion in stärkerem Maße auf als bei quergestreiften.

Der Herzmuskel führt nicht Dauerkontraktionen, sondern rhythmische Zuckungen aus, wenn der elektrische Strom durch ihn geleitet wird (siehe S. 36).

Der Strom verändert an der Stelle seines Ein- und Austritts auch die Erregbarkeit des Muskels und zwar geradeso wie beim Nerven (siehe S. 169).

Der Leitungswiderstand für den elektrischen Strom ist in der Längsrichtung der Muskelfasern $2^1/_2$ Millionen mal, in querer Richtung $12^1/_2$ Millionen mal größer als der des Quecksilbers.

Beziehung zwischen Reiz- und Erregungsgröße.

Die Erregungsgröße (meßbar durch Bestimmung der Kontraktionsgröße, der Spannungszunahme oder der Wärmeentwicklung) weist bei gewisser Reizstärke ein Maximum auf, über das hinaus keine größere Erregung durch Verstärkung des Reizes bewirkt wird. Untermaximale Erregungen bei geringerer Reizstärke geben der Skelettmuskel und der glatte Muskel, nicht aber der Herzmuskel.

Die untermaximale Erregung beruht aber vielleicht nur darauf, daß bei geringer Reizstärke nur ein Teil der Fasern des Muskels erregt wird.

Die **normale Erregung** ist bei den verschiedenen Muskelarten eine verschiedene:

1. Die Skelettmuskeln werden erregt durch indirekte Reize, die vom Zentralnervensystem ausgehend den Muskeln auf den Bahnen der motorischen Nerven zugeleitet werden.

2. Der Herzmuskel dagegen wird wahrscheinlich durch chemische Reize myogen erregt, d. h. direkt, ohne Vermittlung des Nervensystems (siehe S. 37).

3. Myogene Erregung glatter Muskeln soll auch vorkommen.

Beispielsweise zeigt der ganglienfreie glatte Musculus retractor penis des Hundes rhythmische Kontraktionen ganz wie das Herz, die auf myogener Erregung beruhen sollen.

Es gibt aber auch Erregungen glatter Muskeln, die zwar unabhängig vom Zentralnervensystem erfolgen, die aber von den in den peripheren Organen befindlichen Ganglienzellen und Nervengeflechten vermittelt werden (z. B. die Darmbewegungen).

Herzmuskel und glatte Muskeln stehen jedoch auch unter dem Einfluß des Zentralnervensystems, welches für sie sowohl die Erregung verstärkende als auch hemmende Nervenfasern abgibt.

Die **Erregbarkeit** des Muskels ist außer von den erwähnten Einflüssen (mechanische Bedingungen, Temperatur, chemische Agentien, elektrischer Strom) überhaupt abhängig von der Erhaltung der normalen Lebensbedingungen.

Ausgeschnittene Muskeln verlieren ihre Erregbarkeit, Warmblütermuskeln nach wenigen Stunden, Kaltblütermuskeln bei mittlerer Temperatur nach 2—3 Tagen, bei niedriger Temperatur nach längerer Zeit (bis zu 12 Tagen). Unterbrechung der Blutzufuhr, mangelhafte Zufuhr von Sauerstoff setzt die Erregbarkeit bei Warmblütermuskeln bald herab.

Die Erregbarkeit bleibt ferner nur erhalten bei zweckmäßigem Wechsel zwischen Ruhe und Tätigkeit. Einerseits nimmt bei vollständiger Ruhe (z. B. bei Muskeln von Gliedern, die in festen Verbänden längere Zeit ruhen) die Erregbarkeit ab, und zugleich tritt starker Muskelschwund ein, anderseits leidet die Erregbarkeit bei zu großer Anstrengung durch Ermüdung. Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven hat nach einiger Zeit beim Skelettmuskel auch Erlöschen der Erregbarkeit und Schwund des Muskels zur Folge, nicht aber bei glatten Muskeln.

Die **Ermüdung** äußert sich objektiv in Herabsetzung der Erregbarkeit, geringerer Leistungsfähigkeit, subjektiv in schmerzhaften

Empfindungen in dem ermüdeten Muskel. Die Ermüdung beruht darauf, daß:

1. die durch angestrengte Tätigkeit des Muskels sich in ihm häufenden Zersetzungsprodukte, Ermüdungsstoffe, z. B. Milchsäure, die Erregbarkeit herabsetzen;

2. der Sauerstoffvorrat und das Brennmaterial des Muskels verbraucht werden.

Gönnt man dem ermüdeten Muskel Ruhe, so erholt er sich; die Erregbarkeit nimmt bei der Erholung wieder zu durch Entfernung der Ermüdungsstoffe und durch Zufuhr von Sauerstoff und Brennmaterial.

Tod des Muskels, **Totenstarre.** Der Muskel stirbt ab unter Erscheinungen, die denen bei der Kontraktion sehr ähnlich sind. Beim absterbenden Muskel treten, wie beim kontrahierten, auf: Verkürzung, durch die die Spannung totenstarrer Muskeln bewirkt wird, Wärmebildung, Sauerstoffverbrauch, Bildung von Kohlensäure, Glykogenschwund, elektrische Erscheinungen. Man faßt daher die Totenstarre auf als eine letzte Kontraktion des absterbenden Muskels.

Außer den erwähnten Vorgängen tritt im absterbenden Muskel auch Gerinnung ein, durch welche der tote Muskel ein weißliches, trübes Aussehen erhält.

Das Nervensystem hat Einfluß auf den Eintritt der Starre. Bei Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, tritt die Starre später ein, als bei Muskeln mit unversehrten Nerven.

Anhang. **Protoplasma- und Flimmerbewegung.**

1. Protoplasmabewegung.

Die weißen Blutkörperchen verändern ihre Gestalt wie Amöben, indem sie Protoplasmafortsätze bald ausstrecken, bald einziehen. Sie verändern dadurch ihren Ort, indem die Fortsätze auf ihrer Unterlage festklebend den ganzen Zellkörper nachziehen. Im Ruhestand sind die Protoplasmafortsätze eingezogen, die Zelle ist kugelig abgerundet.

Innerhalb des für das Leben dieser Gebilde unschädlichen Temperaturbereichs ist die Protoplasmabewegung um so lebhafter, je höher die Temperatur ist. Bei den höchsten zulässigen Temperaturen (wenig über 40 ° C.) werden die Fortsätze allerdings ganz eingezogen; in der Wärmestarre sind die Zellen kugelig. Sauerstoffmangel wirkt lähmend.

Reizt man die Zellen mit Induktionsströmen, so werden die Fortsätze eingezogen. Reize, die von einer Seite her einwirken, können

einen richtenden Einfluß auf die Bewegungen ausüben. Die Wanderung der Leukocyten durch die Gefäßwände in die Gewebe wird durch einseitig wirkende chemische Reize, besonders Stoffwechselprodukte von Bakterien veranlaßt.

Auf die Bewegung vieler nackter Protoplasmakörper wirkt auch der konstante Strom richtend ein durch verschiedene polare Wirkung an der Stelle seines Ein- und Austritts. So beobachtet man bei manchen Amöben Wanderung in der Richtung zur Kathode hin. Die richtende Wirkung der chemischen und elektrischen Reize nennt man Chemotaxis und Galvanotaxis.

2. Flimmerbewegung.

Die Epithelzellen mancher Schleimhäute tragen an ihrer freien Oberfläche Cilien, welche Schwingungen in bestimmter Richtung hin und her ausführen. Die Schwingung nach der einen Seite geschieht schneller als die nach der entgegengesetzten; deshalb werden leichte, auf der Schleimhautoberfläche befindliche Körperchen in der Richtung, nach der der Ausschlag schneller erfolgt, fortbewegt.

Die Flimmerepithelzellen einer Schleimhaut stehen untereinander in physiologischem Zusammenhang, durch den eine Bewegung aller Cilien in geordnetem Sinne vermittelt wird. Das Organ, welches den physiologischen Zusammenhang vermittelt, und von dem aus die Erregung der Flimmerhaare erfolgt, ist der an der Oberfläche der Zellen gelegene Basalsaum, dem die Flimmerhaare aufsitzen.

Die Tätigkeit der Flimmerzellen wird begünstigt durch Sauerstoffzufuhr und schwach alkalische Reaktion der umspülenden Flüssigkeit.

Beim Menschen ist Flimmerepithel vorhanden auf der Schleimhaut der Luftwege, des Uterus und der Tuben, sowie auf dem Ependym der Hirnhöhlen. Die Flimmerbewegung in den Luftwegen befördert den Schleim und eingeatmeten Staub nach außen; die Flimmerbewegung in Tuben und Uterus dient zur Bewegung des Eies.

Die Samenfäden (Spermatozoën) bestehen aus einem Kopf und einem langen, fadenförmigen Schwanz, welch letzterer schlängelnde Bewegungen ausführt und dadurch die Ortsbewegungen des ganzen Samenfadens bewirkt. Die Bewegungen werden durch schwach alkalische Reaktion des flüssigen Mediums, in dem sich die Fäden bewegen, begünstigt, durch saure Reaktion geschwächt. Besonders günstig auf diese Bewegungen wirkt das Prostatasekret.

Kapitel XVI. **Spezielle Bewegungslehre.**

Hier werden abgehandelt:

1. die Wirkungen der Skelettmuskeln;
2. Stehen, Gehen und Laufen;
3. Stimm- und Sprachbildung.

Andere spezielle Bewegungen (Atem-, Herz-, Darmbewegung) werden in anderen Kapiteln abgehandelt.

§ 1. **Wirkung der Skelettmuskeln.**

A. **Die Knochen und ihre Verbindungen.**

Die Knochen sind feste Körper, die zur Stütze der Weichteile dienen. Ihr Bau ist derart, daß den Anforderungen größter Festigkeit bei möglichst geringer Masse genügt ist.

Aus diesem Grunde sind in den Knochen die Lamellen besonders in solchen Richtungen angeordnet, in denen vorwiegend Druck oder Zug auf die Knochen ausgeübt wird (siehe Fig. 10).

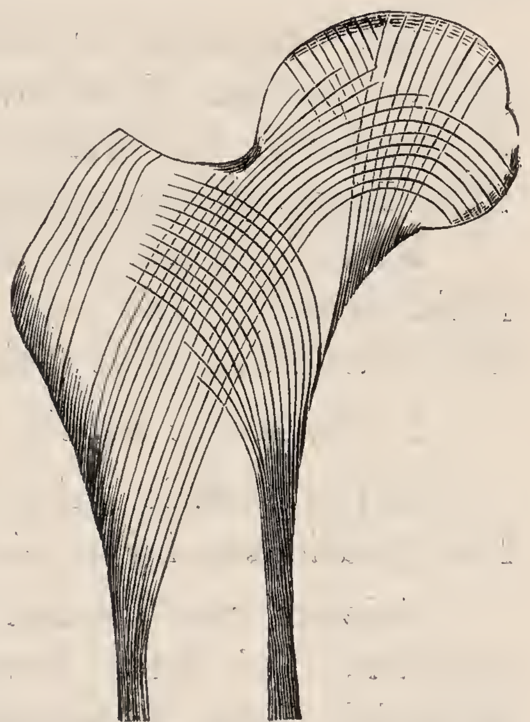


Fig. 10. Anordnung der Knochenlamellen im oberen Ende des Femur (nach H. Meyer).
Die Knochenlamellen bilden ein Gewölbe, das die Körperlast trägt; außerdem finden sich noch Lamellen in der Richtung des Druckes der Last u. des Zuges der Muskeln.

Die Knochenverbindungen sind einzuteilen in:

1. **Synchondrosen,** Verbindungen zweier Knochen durch Knorpel, d. s. Knochenverbindungen, die eine bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen zueinander bedingen, wenn keine äußeren Kräfte auf die Knochen wirken. Die durch Synchondrosen verbundenen Knochen können von äußeren Kräften nach allen Richtungen hin gegeneinander bewegt werden, wobei der Knorpel verbogen wird. Der Umfang dieser Bewegungen ist aber sehr gering.

2. **Gelenke,** d. s. Knochenverbindungen ohne bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen.

Die einander zugekehrten Flächen zweier gelenkig verbundener Knochen, die mit Knorpelüberzug versehen sind, berühren sich, sind glatt und können aufeinander gleiten. Das Gleiten wird begünstigt durch die im Gelenke befindliche Gelenkschmiere, S y n o v i a.

Die Synovia ist eine fadenziehende, oft durch Zellreste getrübte Flüssigkeit. Sie enthält Eiweiß, Salze und eine schleimige Substanz, jedoch kein echtes Mucin. Ihre Zusammensetzung wechselt, je nach Ruhe oder Bewegung.

In manchen Fällen befinden sich zwischen den gelenkig verbundenen Knochen noch Knorpel (Gelenkzwischenknorpel), die die Gelenkflächen vergrößern und die Bewegung der Knochen gegeneinander durch Gleiten selbst in solchen Fällen begünstigen, wo die eine Knochenfläche nicht der Abdruck der anderen ist.

Die Gelenke sind umhüllt von der Gelenkkapsel, einer bindegewebigen Membran, die an die verbundenen Knochen angeheftet ist, und die wegen ihrer Schlaffheit eine ausgiebige Bewegung der Knochen gegeneinander gestattet.

Manche Gelenke, die Amphiarthrosen, haben jedoch eine so straffe Kapsel, daß eine ausgiebige Bewegung der verbundenen Knochen nicht möglich ist. Diese Gelenke sind mechanisch gleichbedeutend den Synchondrosen.

Die Gelenkflächen können annähernd als **Rotationsflächen** angesehen werden. Eine Rotationsfläche ist eine Fläche, die von einer ebenen Kurve beschrieben wird, wenn man die Kurve um eine in ihrer Ebene gelegene Gerade als Achse dreht.

Nach der Form der Kurve, durch deren Drehung die Rotationsfläche entsteht, und nach der Lage der als Drehungsachse dienenden Geraden sind die Gelenke einzuteilen:

1. Die Kurve ist ein Kreisbogen.

a) Die Gerade geht durch den Mittelpunkt des Kreisbogens. Die Rotationsfläche ist ein Stück einer Kugelfläche.

Gelenke mit solchen Flächen heißen **Kugelgelenke** oder Arthrodien. Bei ihnen bewegen sich die verbundenen Knochen um unendlich viele Drehungsachsen, die sämtlich durch den Kugelmittelpunkt gehen. Man kann aber auch die sämtlichen möglichen Bewegungen zurückführen auf Bewegungen um drei aufeinander senkrechte, durch den Kugelmittelpunkt gehende Achsen. Die Kugelgelenke können daher auch dreiachsige Gelenke genannt werden.

Beispiel: Hüftgelenk, Schultergelenk.

b) Die Gerade geht nicht durch den Mittelpunkt des Kreises.

α) Sie liegt auf der konkaven Seite des Kreisbogens: Ovalfläche, **Ovalgelenk.** Das Ovalgelenk ist zweiachsig; die eine Achse fällt mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammen, die andere liegt zur ersten senkrecht gekreuzt.

Beispiel: Vorderarm-Handwurzel-Gelenk.

β) Die Gerade liegt auf der konvexen Seite des Kreisbogens: Sattelfläche, **Sattelgelenk.** Das Sattelgelenk ist auch zweiachsig; die Achsen liegen analog denen des Ovalgelenkes.

Beispiel: Gelenk zwischen Os multangulum majus und Metacarpus pollicis.

Beim Oval- und Sattelgelenk erfolgt die Bewegung um die zur Drehachse der Rotationsfläche senkrecht gekreuzte Achse allerdings unter gewisser Deformation der Gelenkknorpel.

2. Die Kurve hat eine beliebige Form mit Ausnahme eines Kreisbogens, die Lage der Geraden ist auch beliebig.

Solche Gelenke heißen **Scharniergelenke**; sie haben eine Drehungsachse, die mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammenfällt. Denkt man sich den einen von zwei durch Scharniergelenk verbundenen Knochen feststehend, so beschreibt ein Punkt des zweiten beweglich gedachten Knochens bei der Bewegung einen Kreis.

Beispiel: Gelenke zwischen den Phalangen.

Als besondere Fälle sind noch zu erwähnen:

1. Das Schraubengelenk, ein einachsiges Gelenk, bei dem ein Punkt des beweglich gedachten Knochens nicht einen Kreis, sondern eine Schraubenlinie beschreibt. Beim Schraubengelenk findet bei der Drehung zugleich eine gegenseitige Verschiebung der beiden Knochen in der Achsenrichtung statt. Diese Verschiebung ist bedingt durch eine schraubenförmige Leitfurche in der einen und eine entsprechende Leiste in der anderen Gelenkfläche.

Beispiel: Ellbogengelenk.

2. Das Spiralgelenk. Die Rotationsfläche des Spiralgelenks kann man sich in folgender Art zustande gekommen denken: Die Kurve, die bei der Drehung um die Gerade die Rotationsfläche beschreibt, möge während dieser Drehung nicht denselben Abstand von der Geraden beibehalten, sondern mit Zunahme der Drehung sich der Geraden nähern; ein Punkt der Kurve beschreibt deshalb nicht einen Kreis, sondern eine Spirallinie. Bei einem Spiralgelenk beschreibt ein Punkt des beweglich gedachten Knochens demnach auch nicht einen Kreis, sondern eine Spirale.

Beispiel: Kniegelenk.

Haftmechanismen der Gelenke. Die gelenkig verbundenen Knochen werden zusammengehalten durch Bänder (Ligamenta accessoria der Scharniergelenke) und durch Spannung der umgebenden Muskeln. Außerdem ist auch der Luftdruck an dem Zusammenhaften der Knochen beteiligt.

Schneidet man an einer Leiche sämtliche äußeren Verbindungen zwischen Oberschenkel und Becken durch, auch die Gelenkkapsel des Hüftgelenks,

so bleibt der Schenkel doch im Hüftgelenk hängen, weil der Luftdruck die Gelenkflächen gegeneinander drückt. Die Kraft, mit der der Luftdruck die Knochen zusammenhält, beträgt beim Hüftgelenk etwa 22 kg, d. i. mehr als das Gewicht des Beines.

Hemmung der Bewegung gelenkig verbundener Knochen. Der Bewegungsumfang der Knochen ist natürlich ein beschränkter und wird oft noch eingeengt durch hemmende Knochenfortsätze (z. B. das Olecranon ulnae, das die Durchbiegung des Ellbogens nach vorn hemmt) und Bänder (z. B. das Ligamentum cruciatum posterius des Knies, welches das Durchdrücken des Knies nach hinten verhindert).

B. Wirkung der Muskeln auf die Knochen.

Durch die Kontraktion eines Muskels, der an zwei gegeneinander beweglichen Knochen inseriert, werden seine Insertionspunkte gegeneinander verschoben.

Die Verschiebungsrichtung fällt nicht immer mit der Zugrichtung des Muskels zusammen, weil die Insertionspunkte nicht immer frei gegeneinander beweglich sind, sondern die Richtung ihrer Bewegung gegeneinander vorgeschrieben ist durch die Beschaffenheit des Gelenkes.

Liegen z. B. die beiden Insertionspunkte an zwei Knochen, die durch Kugelgelenk verbunden sind, und denkt man sich den einen Knochen feststehend, so kann der Insertionspunkt an dem anderen Knochen nur Orte einnehmen, die alle auf einer Kugelfläche liegen. Sind die Knochen durch ein Scharniergelenk verbunden, so bewegt sich der beweglich gedachte Insertionspunkt sogar nur auf einem Kreise.

Durch die Kontraktion werden die Insertionspunkte einander genähert, falls die Muskelfasern gerade ausgestreckt sind zwischen den Insertionspunkten.

Sind die Muskeln nicht gerade ausgestreckt zwischen den Insertionspunkten, sondern bewegen sie sich über eine rollenartige Vorrichtung, so kann bei der Kontraktion der eine Insertionspunkt vom anderen sogar entfernt werden. Das ist z. B. der Fall beim Musculus trochlearis, dessen Insertion am Augapfel von der Insertion an der Opticusscheide bei der Kontraktion entfernt wird, weil die Trochlea als Rolle dient.

Der Muskel wirkt nur dann mit seiner vollen Kraft auf seine Insertionspunkte bewegend, wenn diese Punkte sich in der Zugrichtung des Muskels bewegen können. In allen anderen Fällen wirkt nur ein Teil der Muskelkraft bewegend, der gefunden wird durch Zerlegung der Kraft in Komponenten nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte.

Beispiel: In Fig. 11 bedeuten AB und AC zwei Knochen, die im Scharniergelenke A um eine in A senkrecht auf der Ebene der Zeichnung stehende Achse beweglich sind. J und J_1 sind die Insertionspunkte einer Muskelfaser m, deren Kontraktion den Punkt J_1 in der Richtung senkrecht auf AC bewegen würde (J ist feststehend gedacht). Die Kraft des Muskels sei dargestellt durch die Länge der Linie J_1D, dann findet man den bewegend auf J_1 wirkenden Kraftanteil, wenn man J_1D nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte zerlegt in die Komponente J_1F und die darauf senkrechte J_1E. J_1E gibt die Größe der Kraft an, die bewegend auf J_1 wirkt.

Bei einem Kugelgelenk zerlegt man die Muskelkraft in zwei Komponenten, die in die Ebene fallen, die durch die Zugrichtung des Muskels und den Mittelpunkt der Kugel gelegt ist. Die eine der Komponenten, die wirksame, liegt in der Bewegungsrichtung des beweglich gedachten Insertionspunktes, die andere steht senkrecht darauf.

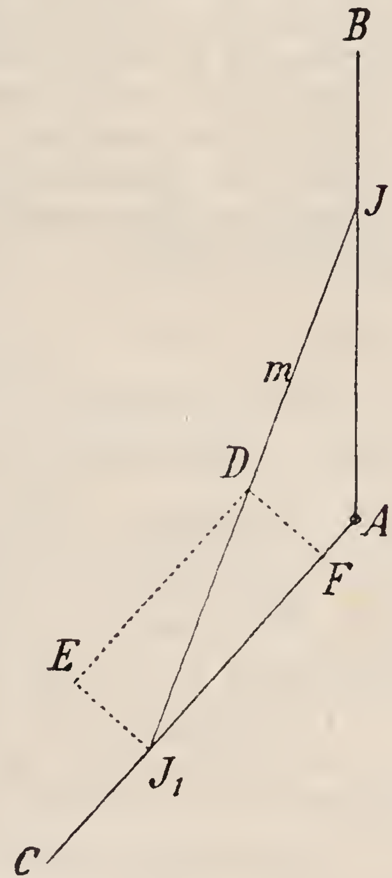


Fig. 11.

Wirken auf einen Punkt eines beweglichen Knochens zwei oder mehrere Muskeln, so wird für jeden einzelnen erst die wirksame Kraftkomponente gesucht, und aus den erhaltenen einzelnen Kraftkomponenten eine einzige Resultierende nach dem Gesetz des Parallelogramms der Kräfte konstruiert.

Für die Beurteilung der in Wirklichkeit vorkommenden Bewegungen muß übrigens bedacht werden, daß oft nicht der eine Insertionspunkt eines Muskels fest steht, der andere allein beweglich ist, sondern daß beide beweglich sind. Die infolgedessen tatsächlich resultierenden Bewegungen sind jedoch leicht aus einfachen mechanischen Prinzipien verständlich, ebenso die Wirkungen von Muskeln, die über zwei und mehrere Gelenke verlaufen.

Synergeten heißen Muskeln, die gleichsinnig, Antagonisten solche, die entgegengesetzt bewegend auf einen Punkt wirken.

Die Bewegungen der Knochen lassen sich im übrigen nach den Hebelgesetzen zergliedern, da alle beweglichen Knochen als ein- oder zweiarmige Hebel angesehen werden können.

Hebelarme der Kraft und der Last sind die Entfernungen der Gelenkachse von den Richtungen, in denen die Kraft und die Last wirken.

Die Hebelarme der Kraft sind in unserem Körper meist kürzer als die Hebelarme der Last. Diese Anordnung ist aber nicht ungünstig, weil dadurch die Bewegungen an Geschwindigkeit gewinnen, wenn auch auf Kosten der Kraft.

Während der Bewegung des beweglich gedachten Knochens ändert sich häufig die Größe des Hebelarms der Kraft oder der Last.

Von Interesse sind Verkleinerungen des Hebelarms der Last während der Bewegung, weil dabei der Muskel Arbeit leistet nach dem vorteilhaften Prinzip der Entlastung (siehe S. 146). Eine unter Entlastung des Muskels stattfindende Bewegung ist z. B. das Erheben des Körpers aus der Kniebeuge. In der Stellung mit gebeugten Knieen ist der Hebelarm der Last die horizontale Entfernung der Kniegelenkachse von der Schwerlinie des Körpers, d. i. dem Lote, das von dem über dem Promontorium gelegenen Schwerpunkte aus gefällt ist. Die Entfernung wird um so kleiner, je mehr wir uns erheben, und ist bei aufrechter Stellung Null. Die Zugrichtung des Quadriceps, der die Streckung im Knie bewirkt, behält aber während der Bewegung annähernd die gleiche Entfernung von der Kniegelenkachse bei.

§ 2. Stehen, Gehen, Laufen.

Die gewöhnliche aufrechte Haltung (Stehen) und die gewöhnlichen Ortsbewegungen in der Ebene (Gehen, Laufen) haben bei allen Menschen eine typische Form, weil ihnen ein gemeinsames Prinzip, nämlich das der geringsten Muskelanstrengung, zugrunde liegt. Wir sind gewohnt, so zu stehen und zu gehen, daß die Muskeln dabei so wenig wie möglich angestrengt werden.

Die Koordination und die Bewegungsregulierung der beim Stehen und bei den Ortsbewegungen beteiligten Muskeln werden von nervösen Zentren bewirkt, die im Gehirn liegen (siehe S. 186).

Aufrechtes Stehen ist die Stellung des Körpers, bei der sein Schwerpunkt senkrecht über der von beiden Füßen gebildeten Unterstützungsfläche liegt, und bei der die Glieder so gegeneinander fixiert sind, daß ihre Längsrichtungen annähernd senkrecht stehen.

Die Unterstützungsfläche ist eine Fläche, die von den äußeren Fußrändern und den Fußballen umgrenzt wird. Der Schwerpunkt des Körpers liegt bei aufrechter Stellung etwas vor dem Promontorium der Wirbelsäule.

Die Muskeln, die beim ungezwungenen Stehen die Fixation der Glieder durch ihre Kontraktion bewirken, sind:

1. Der Gastrocnemius und der Soleus, die verhindern, daß der Körper vornüber fällt durch Beugung des Sprunggelenks. Der Gastrocnemius verhindert auch eine Ueberstreckung des Kniegelenks.

Die Auswärtsstellung der Füße begünstigt die Haltung der Unterschenkel gegen die Füße im Sprunggelenk, weil bei Auswärtsstellung der Füße die beiden Gelenkachsen nicht in eine Richtung fallen, sondern nach vorne konvergieren. Dadurch wird eine gleichzeitige Rotation um beide Achsen ohne Beugung in den Kniegelenken unmöglich.

An der Verhinderung der Ueberstreckung im Knie kann sich auch das Ligamentum cruciatum posterius des Knies beteiligen.

2. Der Ileopsoas, der verhindert, daß der Rumpf nach hinten überfällt durch Beugung in den Hüftgelenken.

3. Die Hals- und Lendenmuskeln, die eine Verbiegung der Hals- und Lendenwirbelsäule verhindern.

4. Die Nackenmuskeln, die das Vornübersinken des Kopfes (Sinken des Kinns auf die Brust, wie im Schlafe) verhindern.

Die Arme hängen schlaff am Rumpfe herab, bedürfen also keiner Mechanismen zur Fixation.

Ortsbewegungen in der Ebene.

Bei Betrachtung der Ortsbewegungen können Kopf und Rumpf mit den daran hängenden Armen als ein auf den Beinen gestützter und in den Hüftgelenken balancierender Körper angesehen werden.

Jede Vorwärtsbewegung kommt so zustande, daß abwechselnd ein Bein den Oberkörper stützt und vorwärts stemmt, das andere eicht gebeugt von hinten nach vorne schwingt.

Damit ein Bein schwingen kann, wird es durch leichte Beugung im Hüft-, Knie- und Fußgelenk etwas gehoben, während das andere den Körper stützt. Das gehobene Bein schwingt dann von hinten nach vorne und wird nach der Schwingung vorne auf den Boden aufgesetzt. Die Schwingung erfolgt nicht einfach passiv pendelartig, sondern wird besonders am Anfang und Ende durch Muskeltätigkeit beeinflußt.

Beim **Gehen** wechselt ein Zeitraum, in dem beide Beine auf dem Boden aufstehen, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt. Beim **Laufen** wechselt ein Zeitraum, in dem kein Bein auf dem Boden aufsteht, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt.

Der Vorgang vom Beginn der Schwingung des einen Beines bis zum Beginn der nächsten Schwingung des anderen Beines wird Schritt genannt. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist um so größer, je größer die Schrittlänge und die Schrittzahl (resp. je kleiner die Schrittdauer) ist. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen beschränkt — sie beträgt höchstens 2,5 m in 1 Sek. — weil wegen des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine Schrittlänge und Schrittzahl ein gewisses Maß nicht übersteigen können. Beim Laufen kann die Bewegungsgeschwindigkeit größer als beim Gehen gemacht werden, weil die Schrittlänge und die Schrittzahl wegen des gleichzeitigen Schwingens beider Beine größer werden können.

Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen um so größer, je niedriger die Schenkelköpfe getragen werden.

Gleichzeitig mit den Bewegungen der Beine findet ein entgegengesetztes rhythmisches Pendeln der Arme statt.

Der Oberkörper ist bei den Ortsbewegungen etwas nach vorne geneigt, und zwar um so mehr, je größer die Bewegungsgeschwindigkeit ist.

Die abwechselnden Hebungen und Senkungen des Körperschwerpunkts beim Gehen betragen etwa 4 cm, die seitlichen Schwankungen etwa 1,5 cm nach jeder Seite.

Die Arbeitsleistung des Körpers beim Gehen in der Ebene be-

trägt pro Schritt etwa 2 m-kg, beim Lauf mehr; es ist dies allerdings keine bleibende Arbeit, weil bei jedem Schritte die Erhebung des Körpers gleich wieder rückgängig gemacht wird.

§ 3. Stimm- und Sprachbildung.

1. Stimmbildung.

Der Kehlkopf mit den Stimmbändern ist einer Zungenpfeife mit membranösen Zungen vergleichbar. Bei der Stimmbildung werden die Innenränder der Stimmbänder bis zur Berührung einander genähert und gespannt. Wenn nun die Exspirationsluft durch den Kehlkopf streicht, versetzt sie die Stimmbänder in Schwingungen. Durch die Schwingungen der Stimmbänder wird die Stimmritze abwechselnd geöffnet und wieder geschlossen, so daß die Exspirationsluft stoßweise aus dem Kehlkopf austritt. So entstehen Luftschwingungen, die durch Resonanz im Lungenluftraum, im Rachen, im Mund und in der Nase verstärkt und von unserem Ohr als Schall empfunden werden.

a) Mechanismus der Stimmbandeinstellung.

Die Kehlkopfknorpel, die für die Stimmbandeinstellung in Betracht kommen, sind:

1. Der Ringknorpel, ein Knorpelring im oberen Ende der Trachealwand; er hat die Form eines Siegelrings, das Siegel nach hinten gerichtet (cr Fig. 12).

2. Der Schildknorpel (th) besteht aus zwei vorn unter rechtem Winkel zusammenstoßenden, senkrecht stehenden Platten, deren hinterer Rand oben in die großen, unten in die kleinen Hörner (a) übergeht. Die Spitzen der kleinen Hörner sind gelenkig verbunden mit den Seitenflächen des Ringknorpels; in diesen Gelenken dreht sich der Ringknorpel gegen den Schildknorpel um eine transversale Ache.

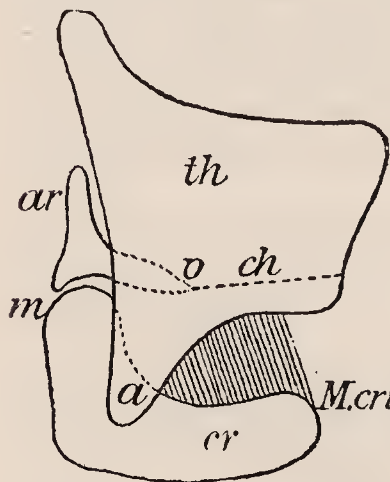


Fig. 12. Kehlkopfknorpel im Profil.

3. Die Gießbecken- oder Stellknorpel (ar), zwei dreiseitige Pyramiden, deren Grundflächen gelenkig verbunden sind mit dem hinteren Teile des oberen Randes des Ringknorpels (bei m).

Diese Gelenkverbindungen gestatten ausgiebige Bewegungen der Stellknorpel, und zwar nicht nur Drehungen um bestimmte Achsen, sondern auch Rutschbewegungen.

Die Stimmbänder (ch) sind lippenähnliche Vorsprünge der inneren Kehlkopfwand, die sich vorne an der Innenwand des Schildknorpels, hinten an den Processus vocales (v), das sind die vorderen Spitzen der dreiseitigen Grundflächen der Gießbeckenknorpel, anheften. Bei ruhigem Atmen ist der Raum zwischen den Stimmbändern und den beiden Gießbeckenknorpeln, die Stimmritze, offen; sie hat die Form eines gleichschenkligen Dreiecks (Glottis respiratoria, Fig. 13 I). Soll die Stimmritze zur Stimmbildung verengt werden, so müssen die Gießbeckenknorpel einander bis zur Berührung genähert und die Stimmbänder gespannt werden.

Zum Verschluß der Stimmritze dienen folgende Muskeln:

1. M. arytaenoideus transversus und obliquus oder interarytaenoideus, der an der Hinterseite beider Stellknorpel inseriert und den hinteren Teil beider Stellknorpel medianwärts zieht (siehe Fig. 13 II u. III).

2. M. crico-arytaenoideus lateralis beiderseits, der von der Seitenfläche des Ringknorpels nach hinten oben zum Processus muscularis (seitliche Spitze der Grundfläche des Stellknorpels,

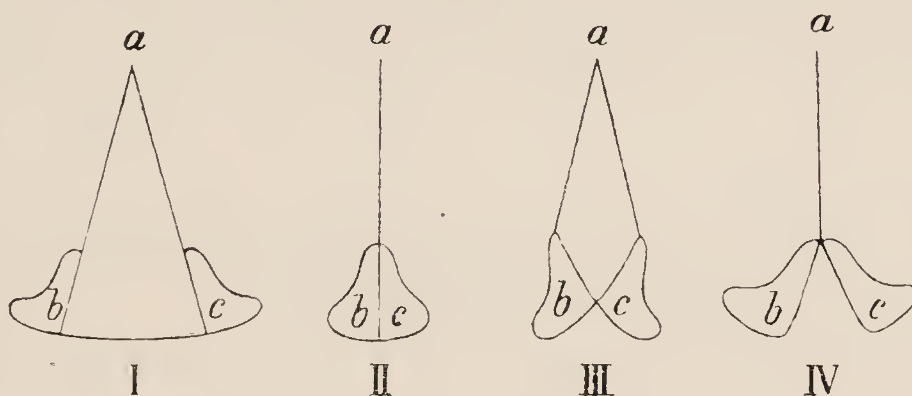


Fig. 13. Schema der Stimmbandeinstellung.
a: Vorderes Ende der Stimmbänder, b und c: Grundfläche der Gießbeckenknorpel. I: Ruhestellung. II: Die Gießbeckenknorpel sind einander genähert, die Stimmbänder zur Stimmbildung eingestellt. III: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. arytaenoid. transversus u. obliquus und des M. crico-arytaenoid. posticus. IV: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. crico-arytaenoid. lateralis.

m Fig. 12) geht, und der den Stellknorpel so um eine vertikale Achse dreht, daß der Processus vocalis medianwärts bewegt wird.

Sein Antagonist ist der M. crico-arytaenoideus posticus, der für sich allein den Processus vocalis nach außen und hinten bewegt, dagegen in Gemeinschaft mit dem Lateralis den ganzen Stellknorpel nach außen zieht, wodurch die Stimmritze geöffnet wird.

Zum Spannen der Stimmbänder dienen folgende Muskeln:

1. M. crico-thyreoideus, der den vorderen Teil des Ringknorpels nach oben, den hinteren zusammen mit den Stellknorpeln nach unten und hinten zieht, dadurch die hinteren Insertions-

punkte der Stimmbänder von den vorderen entfernt und die Bänder spannt.

2. M. thyreo-arytaenoideus, dessen innerer Teil im Stimmband liegt, und der für sich allein als Antagonist des vorigen wirkt. Kontrahiert er sich mit dem vorigen zusammen, so wird er, mithin auch das Stimmband, stärker gespannt. Seine Kontraktion trägt bei zum Verschluß der Stimmritze, indem der leicht nach außen gebogene Rand der Stimmbänder durch seine Kontraktion gerade gestreckt wird.

Ueber die Innervation dieser Muskeln siehe S. 196.

b) Höhe, Umfang und Klangfarbe der menschlichen Stimme.

Die **Tonhöhe** ist bei Zungenpfeifen abhängig von der Schwingungszahl der Zunge. Letztere aber hängt bei membranösen Zungen ab von ihrer Länge, Spannung und Dicke. Die Tonhöhe der menschlichen Stimme ist daher um so höher, je kleiner die Länge, je größer die Spannung und je geringer die Dicke der schwingenden Teile der Stimmbänder ist.

Die individuellen Verschiedenheiten der Höhe der Stimme beruhen auf Unterschieden in der Länge und Dicke der Stimmbänder. Die Stimmbänder sind beim Manne dicker und länger (18 mm lang) als bei der Frau (12 mm lang), daher hat der Mann eine tiefere Stimme als die Frau.

Kinder zeigen den durch das Geschlecht bedingten Unterschied der Stimme nicht. Der Stimmwechsel erfolgt beim Manne zur Zeit der Pubertät. Kastrierte Knaben behalten die Kinderstimme bei.

Ein und dasselbe Individuum bringt verschieden hohe Töne hervor durch:

1. Veränderung der Spannung der Stimmbänder; diese kann bewirkt werden:

a) durch Veränderung des Kontraktionszustandes der spannenden Muskeln;

b) durch Veränderung der Stärke des anblasenden Luftstromes.

Je stärker der anblasende Luftstrom ist, desto mehr kommt nämlich den Stimmbändern eine etwas nach oben vorgebauchte Mittellage zu, die eine größere Spannung bedingt, als wenn die Bänder zwischen den Ansatzpunkten gerade ausgestreckt wären.

Die Stärke des anblasenden Luftstromes entspricht gewöhnlich einem Druck von 20 mm Quecksilbersäule.

2. Veränderung der Länge und Breite des schwingenden Teiles der Stimmbänder:

a) Aenderung der Länge des schwingenden Teiles geschieht durch festeres oder loseres Aneinanderpressen der Stellknorpel. Bei losem Verschluß schwingen die Ränder der Stellknorpel mit, bei festem Verschluß schwingen nur die eigentlichen Stimmbänder. Im ersteren Falle ist die schwingende Zunge länger als im zweiten.

b) Infolge von Besonderheiten der Kontraktion des Musculus thyreo-arytaenoideus kann bewirkt werden, daß der innerste schmale Saum der Stimmbänder allein schwingt. Die Kleinheit des schwingenden Teiles bedingt große Höhe der Töne. Es geschieht das bei der sogenannten Fistel- oder Kopfstimme.

3. Veränderung der Dicke der Stimmbänder.

Fasern des Musculus thyreo-arytaenoideus, die annähernd vertikal verlaufen, nähern durch ihre Kontraktion die obere und untere Fläche der Stimmbänder einander und verändern so die Dicke der Stimmbänder.

Der **Umfang** der Stimme ist die Gesamtheit der Töne, die ein Individuum hervorbringen kann; er beträgt für gewöhnlich etwa zwei Oktaven. Die Lage der einzelnen Stimmen ist individuell verschieden. Die Töne liegen beim Baß zwischen E und f', beim Tenor zwischen c und c'', beim Alt zwischen f und f'', beim Sopran zwischen c' und c'''.

Die **Klangfarbe** der Stimme ist abhängig von der Zahl und Stärke der Obertöne, die den im Kehlkopf entstehenden Grundton begleiten, ferner von beigemischten Geräuschen.

Bei der Bruststimme findet Resonanz vorwiegend im Thorax statt, sie enthält die tiefen Töne; bei der Kopf- oder Fistelstimme findet Resonanz vorwiegend in den oberen Luftwegen (Mund, Rachen und Nase) statt, sie enthält die hohen Töne. Die Resonanz hat nur Einfluß auf die Klangfarbe und die Stärke, nicht auf die Höhe der Stimme.

2. Sprachbildung.

Die Sprachlaute sind Klänge und Geräusche, die in der Mund oder Nasenhöhle und in der Rachenhöhle entstehen; bei lauter Sprache sind sie zum Teil von der Stimme begleitet, bei der Flüstersprache nicht.

Vokale sind Klänge, die als Eigentöne der Luftmasse in der gegen die Nase abgeschlossenen Rachen- und Mundhöhle aufzufassen sind; diese Klänge heißen Formanten der Vokale.

Jeder Vokal hat ein oder zwei charakteristische Formanten, die unabhängig von der Höhe der Stimme zustande kommen. Diese

Formanten sind nach Helmholtz: für u: f; für o: b'; für a: b''; für e: f' und b'''; für i: f und d''''. Andere Autoren geben andere Formanten an.

Die Verschiedenheiten der Formanten sind bedingt durch Verschiedenheiten der Gestalt der Mund- und Rachenhöhle. Bei a hat die Mund- und Rachenhöhle die Gestalt eines vorne weit offenen Trichters, bei o und u die einer Flasche mit kurzem Hals, bei e und i die einer Flasche mit langem Hals.

Konsonanten sind Geräusche, die beim Durchgang der Luft durch eine verengte Stelle der Mund-, Nasen- oder Rachenhöhle entstehen. Sie werden eingeteilt in:

1. Nasallaute: m, n, ng, entstehen bei verschlossener Mundhöhle, wenn die Luft durch die Nase streicht; da sie klangähnlichen Charakter haben, werden sie auch Semivokale genannt.

2. Verschlußlaute: b, p, d, t, g, k, entstehen bei Abschluß der Nasenhöhle, wenn in der Mundhöhle ein die Exspiration hemmender Verschluß erst gebildet und dann schnell aufgehoben wird.

3. Reibungslaute: w, v, f, s, l, ch, entstehen, wenn die Luft durch eine verengte Stelle der Mundhöhle streicht.

4. Zitterlaute: r, entstehen, wenn die Mundhöhlenwand an einer verengten Stelle durch die Exspirationsluft in zitternde Bewegung versetzt wird.

Nach der Stelle der Mundhöhle, wo der Verschluß oder die Verengerung gebildet wird, unterscheidet man labiale, dentale und gutturale Konsonanten.

h ist ein bei Abschluß der Nasenhöhle und offenem Mund in der Stimmritze erzeugter Reibungslaut.

Kapitel XVII. Allgemeine Nervenphysiologie.

§ 1. Allgemeines über Bau und Funktion der Nervenelemente.

Das Nervensystem dient zur Leitung der Erregungen von den reizaufnehmenden Sinnesorganen zu den Erfolgsorganen (Muskeln, Drüsen); es bedingt also die funktionelle Verknüpfung der Sinnesorgane und der Erfolgsorgane.

Das Nervensystem ist aufgebaut aus Neuronen, die aneinandergereiht die Sinnesorgane mit den Erfolgsorganen verknüpfen; jedes Neuron besteht aus einer Nervenzelle und ihren Fortsätzen.

Die Nervenzellen sind durch ihre Fortsätze untereinander und mit den Sinnesorganen, den Muskelfasern und den Drüsenzellen verbunden. Man teilt die Fortsätze der Nervenzellen ein in:

a) Protoplasmafortsätze oder Dendriten, kurze Fortsätze, die sich vielfach teilen und bald an Dicke abnehmen;

b) Nervenfaser- oder Achsenzylinderfortsätze, auch Axone oder Neuriten genannt, die sich von den Protoplasmafortsätzen durch ihr hyalines glattrandiges Aussehen unterscheiden, und die in die Achsenzylinder der Nervenfasern übergehen.

Der Achsenzylinder der Nervenfaser behält in seinem oft langen Verlaufe gleichmäßige Dicke bei; an seinem Ende teilt er sich in ein feines Astwerk, das sogenannte Endbäumchen. Manche Achsenzylinder geben Seitenäste, Kollateralen ab, die auch Endverästelungen haben.

Die eigentlich nervösen, d. h. erregungsleitenden Gebilde des Nervensystems sind wahrscheinlich die feinen Neurofibrillen, die im Achsenzylinder, vom Neuroplasma umgeben, in einem Bündel zusammenliegen, die auch das Protoplasma der Nervenzellen und der Dendriten durchsetzen, und die eine funktionelle Verbindung zwischen den Sinnesorganen einerseits und den Muskeln und Drüsen anderseits herstellen.

Die in den Nervenzellen gelegenen Leitungsorgane haben andere physiologische Eigenschaften, als die Leitungsorgane in den Nervenfasern. Man teilt dementsprechend die allgemeine Nervenphysiologie ein in:

1. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.
2. Allgemeine Physiologie der Nervenzellen.

Neuroglia, Nervenmark und Neurilemm sind Schutz- und Stützorgane für die eigentliche Nervensubstanz.

§ 2. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.

1. Die Erregung und Erregungsleitung der Nerven.

Die Nervenfasern dienen dazu, Erregungen von dem einen Endorgan, dem Aufnahmeorgan (Sinnesorgan oder Nervenzelle) zu dem anderen Endorgan, dem Erfolgsorgan (Muskel, Drüsenzelle oder andere Nervenzelle) durch sich hindurch zu l e i t e n.

Die Erregung des Nerven erfolgt normal vom Aufnahmeorgan aus, kann aber auch an jeder Stelle des Nerven durch künstliche Reize bewirkt werden.

Die Natur des Erregungsvorganges und der Erregungsleitung ist unbekannt. Die einzige Erscheinung der Erregung, die bisher an erregten Nerven s e l b s t beobachtet ist, ist eine elektrische. In Erregung befindliche Stellen der Nerven verhalten sich elektrisch negativ gegen unerregte. Diese Erscheinung beweist, daß chemische Veränderungen in der Nervenfaser bei der Erregung vor sich gehen; ihre Ursache und Bedeutung ist im übrigen aber unbekannt.

Legt man einem Nerven AB (Fig. 14) an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiters L an und reizt die Stelle C etwa mit einem Induktionsstrom, so geht kurze Zeit darauf, wenn die Erregung bis a geleitet ist, ein elektrischer Strom durch L von b nach a; ist die Erregung in a erloschen, aber in b noch vorhanden, so geht nun ein Strom durch L von a

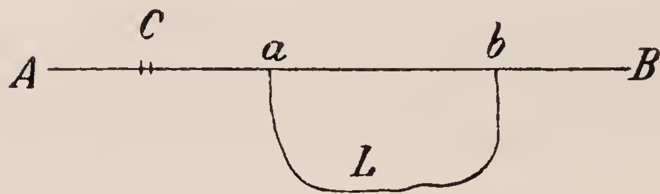


Fig. 14.

nach b. Diese Ströme heißen **Aktionsströme.** Sie haben einen schnellen Verlauf und folgen schnell aufeinander; sie sind nachzuweisen mit sehr schnell reagierenden Apparaten (Kapillarelektrometer oder Saitengalvanometer).

Schneidet man einen Nerven quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines elektrischen Leiters an, so geht in dem Leiter ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt (**Ruhestrom des Nerven**). An der Schnittfläche fängt der Nerv nämlich an abzusterben und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Nerven hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine **„negative Schwankung“** des Ruhestromes ein.

Sonst ist die Nervenerregung nur zu erkennen an dem Erfolg, den die Erregungsübertragung auf das Erfolgsorgan hat (Muskelkontraktion bei motorischen, Sinnesempfindung bei sensiblen Nerven).

2. Gesetze der Erregungsleitung.

a) Isolierte Leitung. In einem aus mehreren Fasern bestehenden Nervenstamm geht die Erregung einer Faser nicht auf die anderen über.

b) Die Erregungen werden in Nervenfasern mit gleichbleibender Intensität und Frequenz geleitet.

c) Doppelsinnige Leitung. Ein Nerv, der an einer Stelle von einem künstlichen Reiz getroffen wird, leitet die Erregung nicht nur in der Richtung, in der die Erregungsleitung unter physiologischen Verhältnissen erfolgt, sondern auch in umgekehrter Richtung.

Der zum Musculus gracilis des Frosches tretende Nerv teilt sich gabelförmig in zwei Aeste, von denen der eine die obere, der andere die untere Hälfte des Muskels innerviert. In der Gabelung teilen sich die Achsenzylinder der einzelnen Fasern, so daß jeder Achsenzylinder sowohl in den oberen als in den unteren Teil des Muskels einen Ast abgibt. Halbiert man den Muskel durch Querschnitt, ohne die Nervengabel zu verletzen, und reizt man dann nur den einen Ast der Gabel, so zucken doch beide Muskelhälften. Die Erregung geht also im gereizten Ast nicht nur zentrifugal, sondern auch zentripetal und dann in dem anderen Ast wieder zentrifugal.

Die elektrischen Phänomene der Erregung breiten sich entsprechend der doppelsinnigen Leitung nach künstlicher Reizung beiderseits vom Reizorte aus.

d) Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Im zimmerwarmen Froschnerven legt die Erregung eine Strecke von 27 m in 1 Sek. zurück, in menschlichen markhaltigen Nerven etwa 120 m.

Bei manchen marklosen Nerven ist die Geschwindigkeit der Erregungsleitung aber viel kleiner, z. B. beim Olfactorius des Hechtes nur 20 cm in 1 Sekunde.

Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven reizt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates zweimal, das erste Mal an einem dem zugehörigen Muskel möglichst nahen Orte, das zweite Mal möglichst weit vom Muskel entfernt, und bestimmt in beiden Fällen die Latenzzeit, d. i. die Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn der Kontraktion. Das geschieht z. B. mittels der graphischen Registrierung der Kontraktion. Die Latenzzeit ist bei Reizung der entfernten Stelle größer als bei Reizung der dem Muskel nahen Stelle. Der Unterschied der Latenzzeiten ist die Zeit, in der der Reiz die Strecke des Nerven zwischen den zwei Reizorten durchläuft. Man rechnet aus diesen Daten aus, welche Strecke der Reiz in einer Sekunde durchlaufen würde.

Nach ähnlichem Prinzip sind auch bei lebenden Menschen Messungen angestellt worden.

3. Die erregenden und erregbarkeitändernden Einflüsse.

Die erregenden Einflüsse bewirken in vielen Fällen auch Aenderungen der Erregbarkeit und Leitfähigkeit.

1. Mechanische Einflüsse. Drücken, Durchschneiden erregt den Nerven, vernichtet zugleich aber auch meist die Erregbarkeit und Leitfähigkeit der betroffenen Stelle.

Auf mechanischer Reizung durch Schrumpfung infolge von Wasserentziehung beruht wahrscheinlich auch die Erregung des Nerven durch Austrocknen, konzentrierte Salzlösungen, Glyzerin, Berühren mit einer heißen Nadel.

2. Thermische Einflüsse. Temperaturen über 45 ° C. und unter der Gefriertemperatur vernichten die Erregbarkeit und Leitfähigkeit. Innerhalb des Bereiches der unschädlichen Temperaturen ist die Erregbarkeit und Leitungsgeschwindigkeit um so größer, je höher die Temperatur ist.

3. Chemische Einflüsse. Diese sind einzuteilen in:

a) solche, die die Erregbarkeit und Leitfähigkeit vernichten, ohne erst zu erregen, z. B. Säuren;

b) solche, die erst erregen, dann lähmen; z. B. sehr verdünnte Alkalilösungen.

Hier sind auch die narkotischen Mittel zu erwähnen, die dadurch ausgezeichnet sind, daß die von ihnen hervorgerufene Lähmung wieder durch Entfernen des Mittels aufzuheben ist, falls ihre Einwirkung keine übermäßige war. Narcotica sind:

1. Manche Alkaloïde (z. B. Kokaïn), die wahrscheinlich vermöge ihrer

basischen Natur durch direkte chemische Veränderungen der Nervensubstanz lähmend wirken.

2. Stoffe von sehr verschiedenen chemischen Eigenschaften, die aber alle in dem Gemisch der Zelllipoïde (Cholesterin und Lecithin) löslich sind, die deshalb durch Osmose in die Nerven eindringen und physikalische Zustandsänderungen hervorrufen, welche die Lähmung zur Folge haben. Hierher gehören z. B. Kohlensäure, Alkohol, Aether, Chloroform und noch andere organische Verbindungen.

Läßt man auf eine Stelle eines motorischen Nerven manche Narcotica, z. B. Kohlensäuregas einwirken, so wird sie weniger erregbar gegen elektrischen Reiz, aber nicht leitungsunfähig, denn wenn man oberhalb der betreffenden Stelle reizt, wird die Erregung doch zum Muskel geleitet.

4. Elektrische Einflüsse.

a) Erregung der Nerven durch den elektrischen Strom.

Der elektrische Strom wirkt erregend nur, wenn er in der Längsrichtung, nicht wenn er quer durch die Nervenfasern geht, und zwar erfolgt die Erregung:

bei der Schließung an der Kathode,

bei der Oeffnung an der Anode.

Wenn man nämlich durch den Nerven N (Fig. 15) eines Nervmuskelpräparates einen Strom leitet, der bei + eintritt, bei — austritt, und nun die Latenzzeit der Schließungs- und Oeffnungszuckung bestimmt (in derselben Weise wie bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit, siehe S. 167), so ergibt sich, daß die Latenzzeit bei Schließung größer ist als bei Oeffnung. Läßt man den Strom in umgekehrter Richtung durch N gehen, so ist nun die Latenzzeit bei Schließung kleiner als bei Oeffnung. Der Unterschied der Latenzzeiten entspricht in beiden Fällen der Zeit, in der die Erregung durch das Nervenstück zwischen den beiden Elektroden geleitet wird. Dadurch ist bewiesen, daß die Erregung bei Schließung an der Kathode, bei Oeffnung an der Anode erfolgt.

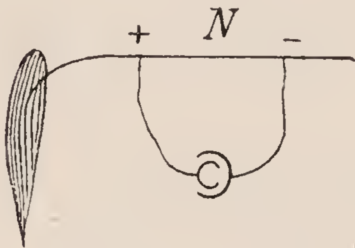


Fig. 15.

Während der Dauer des Stromes erfolgt beim motorischen Nerven in der Regel keine an der Kontraktion des zugehörigen Muskels erkennbare Erregung, selten kommt ein Schließungstetanus und auch nach der Oeffnung ein Oeffnungstetanus vor. Bei sensiblen Nerven ruft der Strom zwar, während er fließt, dauernd eine Sinnesempfindung hervor, die aber auch am stärksten bei der Schließung ist. Die durch die konstante Durchströmung bewirkte Erregung hat nach Ausweis der Aktionsströme oszillatorischen Verlauf.

Diese Verschiedenheiten der motorischen und sensiblen Nerven sind vielleicht nur durch verschiedenes Verhalten der Muskeln und der Nervenzellen gegen die zugeleiteten Erregungen bedingt.

Da also die Erregung der Nerven nicht so sehr von der absoluten Stromstärke, als von der Schnelligkeit der Veränderung der Stromstärke abhängt, so erhält man keine oder nur schwache Erregung, wenn man den Strom

nicht plötzlich schließt und öffnet, sondern langsam entstehen und verschwinden läßt (Einschleichen und Ausschleichen des Stromes).

b) Elektrotonus.

Der konstante Strom versetzt während seiner ganzen Dauer den Nerven in einen, Elektrotonus genannten, Zustand veränderter Erregbarkeit und Leitfähigkeit. An der Kathode tritt ein Zustand erhöhter Erregbarkeit, Katelektrotonus genannt, auf, an der Anode ein Zustand verminderter Erregbarkeit und Leitfähigkeit, Anelektrotonus genannt.

Die Erregbarkeitszunahme an der Kathode nimmt, während der Strom fließt, bald ab und geht in eine Erregbarkeitsabnahme über (depressive Kathodenwirkung).

Die Erregbarkeitsänderungen, die der Strom an einer Elektrode bewirkt, werden untersucht, indem man den Nerven neben der Elektrode mit einem Reiz von gleichbleibender Stärke das eine Mal vor der Einwirkung des konstanten Stromes, das zweite Mal während der Durchleitung reizt und zusieht, ob die erhaltene Erregung das zweite Mal größer oder kleiner ist als das erste Mal.

Gleich nach der Oeffnung des Stromes ist durch kurze Zeit hindurch umgekehrt an der Anode die Erregbarkeit erhöht, an der Kathode die Erregbarkeit und Leitfähigkeit herabgesetzt.

Mit Erregung verknüpft ist das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus, d. h. die Steigerung der Erregbarkeit.

Ein Strom, der durch eine Strecke eines markhaltigen Nerven geleitet wird, breitet Stromschleifen im ganzen Nerven aus, auch außerhalb der Strecke zwischen den Elektroden. Wenn man an eine andere Nervenstrecke außerhalb jener Strecke die Enden eines elektrischen Leiters anlegt, geht durch diesen Leiter infolge der Stromverzweigung ein Strom hindurch. Diese Erscheinung hat insofern physiologisches Interesse, als die Stromverzweigung bedingt ist durch eine eigenartige Polarisierbarkeit der lebenden Nervenfasern. Die Stromschleifen lassen sich nicht mehr nachweisen im abgestorbenen Nerven. Man bezeichnet diese Erscheinung als physikalischen Elektrotonus im Gegensatz zum physiologischen Elektrotonus (d. i. die Erregbarkeitsänderung).

Der elektrische Leitungswiderstand der Nerven ist in der Faserrichtung $2^1/_2$ Millionen mal, in querer Richtung $12^1/_2$ Millionen mal so groß wie der des Quecksilbers.

c) Zuckungsgesetz.

α) Beim ausgeschnittenen Nerven.

Für den motorischen Nerven besteht folgende, durch Untersuchung an isolierten Nervmuskelpräparaten festzustellende Abhängigkeit der Erregung des Muskels von der Stärke und Richtung des durch den Nerven geleiteten Stromes.

Die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme bewirken nur Schließungszuckung, einerlei wie der Strom gerichtet ist.

Die Oeffnungszuckung bleibt hier nämlich noch aus, weil das Verschwinden des Anelektrotonus ein schwächerer Reiz ist, als das Entstehen des Katelektrotonus.

Ströme von mittlerer Stärke bewirken Schließungs- und Oeffnungszuckung, einerlei wie der Strom gerichtet ist.

Bei mittelstarken Strömen kommt nämlich auch das Verschwinden des Anelektrotonus als Reiz hinzu.

Ein starker Strom bewirkt Schließungszuckung nur, wenn er absteigend, d. h. im Nerven vom Zentralorgan gegen den Muskel hin gerichtet ist, Oeffnungszuckung nur, wenn er aufsteigend, d. h. vom Muskel gegen das Zentralorgan hin gerichtet ist.

Bei starkem aufsteigenden Strom bleibt nämlich die Schließungszuckung aus, weil die Erregung von der Kathode nicht durch die im starken Anelektrotonus ganz leitungsunfähige Stelle an der Anode geleitet werden kann. Bei starkem absteigenden Strom bleibt die Oeffnungszuckung aus, weil die Erregung von der Anode nicht durch die unmittelbar nach der Oeffnung leitungsunfähige Stelle an der Kathode geleitet werden kann.

β) Bei dem in situ gelassenen Nerven.

Zur Untersuchung des Zuckungsgesetzes bei dem in situ gelassenen Nerven wird eine Elektrode auf die Haut über dem Nerven, die andere weit davon entfernt auf eine indifferente Hautstelle (im Rücken oder im Nacken) aufgesetzt. Erstere Elektrode heißt die differente, letztere die indifferente Elektrode. Die erhaltenen Zuckungen werden nach der differenten Elektrode benannt.

Die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme geben nur Kathodenschließungszuckung.

Mittelstarke Ströme geben außerdem noch Anodenschließungs- und Anodenöffnungszuckung.

Starke Ströme schließlich geben auch noch Kathodenöffnungszuckung.

Die Abweichung dieser Zuckungsformel von der für den ausgeschnittenen Nerven geltenden beruht darauf, daß der Nerv in situ nicht nur in einer Richtung durchströmt wird, sondern daß er von Stromschleifen zu beiden Seiten der differenten Elektrode in verschiedener Richtung durchsetzt wird.

5. Die Erregbarkeit und Leitfähigkeit hängt außerdem noch von den normalen Lebensbedingungen ab. Nicht nur aus dem Körper ausgeschnittene Nervenfasern verlieren allmählich ihre Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit, sondern auch solche, die durch Schnitt oder krankhaften Prozeß den normalen Zusammenhang mit ihrer Nervenzelle verloren haben. Der Nerv stirbt dann ab, was sich anatomisch durch Schwund des Achsenzylinders und Nervenmarks und Ersatz derselben durch Bindegewebe äußert. Zuweilen folgt auf die Degeneration eine Regeneration der Nervenfaser von dem mit der zugehörigen Zelle noch zusammenhängenden Stumpf aus.

Eine Veränderung der Erregbarkeit des Nerven durch Ermüdung läßt sich nur schwer nachweisen.

Ueber die besondere chemische Zusammensetzung der eigentlichen nervösen Substanz der Nervenfasern ist nichts bekannt. Sauerstoffzufuhr ist zur Erhaltung der Erregbarkeit des Nerven notwendig, im übrigen haben sich Stoffwechselvorgänge weder im ruhenden noch im erregten Nerven nachweisen lassen. Jedenfalls ist der Stoffumsatz auch im erregten Nerven ein sehr geringer, da die Nerven kaum ermüden, und da die Blutzufuhr wegen der Gefäßarmut nur spärlich sein kann.

Für die Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenfasern ist die Anwesenheit von Natriumionen erforderlich.

4. Der Erfolg der Erregungsleitung.

Die Art des Erfolgs der Erregungsleitung im Erfolgsorgan hängt nicht ab von der Art der Reizung, sondern von der Natur des Erfolgsorgans; z. B. bringt jeder wirksame Reiz beim motorischen Nerven nur Muskelkontraktion, beim sekretorischen Nerven nur Sekretion, bei einem sensiblen Nerven eine Sinnesempfindung hervor, und zwar im letzteren Falle nur diejenige Art von Sinnesempfindung, die für die betreffende Sinneszelle spezifisch ist.

Die Nervenfasern werden, je nach der Richtung, in der sie unter normalen Verhältnissen leiten, eingeteilt in:

1. zentrifugale (motorische, sekretorische, hemmende) leiten von einer Nervenzelle zu einem peripheren Organ;
2. zentripetale (sensible, reflektorisch wirksame) leiten von einem Sinnesorgan zu einer Nervenzelle;
3. interzentrale leiten von einer Nervenzelle zu einer anderen.

§ 3. Allgemeine Physiologie der Nervenzelle.

Die nervösen Funktionen der Nervenzelle kommen wahrscheinlich nur den darin befindlichen Neurofibrillen zu, während der Kern und das undifferenzierte Protoplasma nur trophische Funktionen haben dürften.

Man hat nämlich noch Erregungsleitung durch Nervenzellen beobachtet, bei denen der kernhaltige Teil entfernt oder abgestorben war.

Die trophische Wirkung der Nervenzelle geht daraus hervor, daß von der Zelle abgetrennte Nervenfasern absterben und degenerieren. Gewisse Degenerationserscheinungen treten nach Durchschneiden von Nervenfasern freilich auch in den zugehörigen Nervenzellen auf.

Die Nervenzelle ist erregbar. Ihre physiologische Erregung kommt auf zweierlei Art zustande:

1. Die Erregung entsteht durch Vorgänge in der Zelle selbst: Automatische Erregung der Zelle.

Man unterscheidet eine tonische und eine rhythmische Automatie, je nachdem das Organ, dem die Erregung von der Nervenzelle aus zugeleitet wird, in dauernde oder in periodische Erregung gerät.

Z. B. wirkt erregend auf die Zellen des Atemzentrums Anhäufung von Kohlensäure und Mangel an Sauerstoff, das sind Bedingungen, die die Zelle selbst durch ihren Stoffwechsel schafft. Die Automatie des Atemzentrums ist rhythmisch. Auch das Gefäßnervenzentrum wird durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel erregt; seine Automatie ist tonisch.

Bei künstlicher Reizung zeigen die Nervenzellen vielfach in hohem Maße das Phänomen der Reizsummation, d. h. sie sind weniger leicht durch einen einmaligen, wenn auch starken Reiz zu erregen, als durch mehrere aufeinanderfolgende schwächere Reize. — Ein einmaliger Reiz vermag jedoch bei der Nervenzelle oft eine lang anhaltende Erregung hervorzurufen.

2. Die Erregung wird durch eine Nervenfaser der Zelle zugeleitet. Da die Erregung nun von dieser Zelle auf ihren Achsenzylinder weitergeleitet wird, so erfolgt Leitung von einer Nervenfaser zur anderen durch die Nervenzelle hindurch. Die Leitung durch die Zelle hindurch unterscheidet sich von der Nervenfaserleitung in folgendem:

a) die Zelle vermag die durchgeleiteten Erregungen selbständig zu modifizieren und zwar:

α) hinsichtlich der Intensität; sie kann die Erregungen verstärkt oder geschwächt weiterleiten oder ganz unterdrücken;

β) hinsichtlich der Frequenz der Erregungsfolge.

Z. B. stehen die Erregungen, die bei ausgebreiteten Reflexen (siehe S. 178) den Muskeln zugeleitet werden, hinsichtlich ihrer Stärke und Frequenz in keiner einfachen Beziehung zur Stärke und Frequenz der den Reflex auslösenden sensiblen Reize.

b) Die Leitung ist nicht doppelsinnig, sondern geht nur in einer Richtung vor sich.

Im Rückenmark geht z. B. bei Reflexen die Leitung durch Zellen wohl von zentripetalen auf zentrifugale Fasern über, aber nie umgekehrt; nach Reizung von motorischen Wurzeln gelingt es nicht, in den sensiblen die für die Erregung charakteristischen elektrischen Erscheinungen nachzuweisen.

c) Die Geschwindigkeit der Leitung durch Zellen ist bei mäßig starker Erregung erheblich kleiner als die durch Fasern (siehe Reflexzeit S. 179). Mit Zunahme der Reizstärke nimmt die Leitungsgeschwindigkeit in Zellen zu, in Fasern nicht.

Der Stoffwechsel der ruhenden und erregten Nervenzellen ist intensiver als der der Nervenfasern; dies geht aus der Tatsache hervor, daß nur kurze Hemmung der normalen Blutzufuhr schon schädigend auf die Zellen wirkt. Tod der Nervenzellen durch Erstickung tritt bei Warmblütern schon in wenigen Minuten ein. — Ein Einfluß der geistigen Arbeit auf den Gesamtstoffwechsel des Organismus hat sich freilich bisher nicht nachweisen lassen.

Bei funktioneller Inanspruchnahme der Nervenzellen nehmen in ihnen die intensiv färbbaren Nissl-Körner ab.

Die Nervenzellen ermüden auch leicht und sind empfindlicher gegen die Einwirkung von Giften als die Nervenfasern. — Für die Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenzellen ist die Anwesenheit von Natrium- und Calciumionen erforderlich.

Vom physiologischen Standpunkte betrachtet sind die einzelnen Leitungsvorgänge durch Zellen nur verschieden durch die Zahl der

von der Erregung durchlaufenen Nervenzellen und durch die Modifikation der Erregungen in den Zellen. Vom psychologischen Standpunkte betrachtet, sind dagegen die Leitungsvorgänge durch Nervenzellen einzuteilen in:

1. **Reflexe,** das sind Erregungsübertragungen von zentripetalen Fasern auf zentrifugale durch die Zellen des Zentrums hindurch, die ohne Mitwirken von Bewußtseinsvorgängen erfolgen, ja sogar gegen den Willen geschehen können.

Manche dieser Reflexe, besonders solche im Gebiete der viszeralen Nerven, spielen sich sogar so ab, daß wir weder von der sensiblen Reizung, noch von dem Erfolge etwas merken, z. B. die reflektorische Oeffnung des Pylorus.

Die Reflexe teilt man nach dem Effekt in dem Endorgan des zentrifugalen Nerven ein in reflektorische Bewegungen, reflektorische Sekretionen, und reflektorische Hemmungen der Tätigkeit des Endorgans.

2. **Psycho-physische Prozesse,** das sind Erregungsübertragungen, die unter Mitwirkung von Bewußtseinsvorgängen erfolgen. Sie werden durch die Großhirnrinde vermittelt. Man teilt sie ein in:

a) **Reaktionen,** d. s. die mit Willen ausgeführten Erregungsübertragungen.

b) **Psychoreflexe,** d. s. Erregungsübertragungen, die zwar unter Mitwirken von Bewußtseinserscheinungen, aber unwillkürlich erfolgen, z. B. die Ausdrucksbewegungen der Affekte, sowie die durch psychische Einwirkungen bedingten Veränderungen des Herzschlages, der Gefäßweite, der Pupillenweite, der Sekretionen u. a.

Das **Nervenendorgan** der motorischen Nerven in den Muskelfasern steht in physiologischer Hinsicht den Nervenzellen nahe. Es ermüdet nicht nur leichter als der Nerv, sondern auch als der Muskel; es ist besonders empfindlich gegen manche Gifte (Curare); es leitet die Erregung nur in einer Richtung, nämlich vom Nerv zum Muskel, nicht umgekehrt, und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung ist in demselben klein; die Uebertragung der Erregung durch das Endorgan erfolgt in einer Zeit von etwa 0,002 Sek. — Für die Erhaltung der Leitfähigkeit des Endorgans ist die Anwesenheit von Calciumionen erforderlich.

Kapitel XVIII. Rückenmark.

Anatomische Vorbemerkung.

Der zylinderförmige Strang des Rückenmarks besteht aus einer Säule grauer Substanz, die von einem Mantel weißer Substanz umgeben ist. Auf dem Querschnitt zeigt die graue Substanz etwa die Gestalt eines H.

Durch die graue Substanz wird jede Hälfte der weißen Substanz in drei Stränge geteilt: Vorderstrang, Seitenstrang und Hinterstrang. Zwischen

Vorder- und Seitenstrang treten die vorderen Wurzeln der peripheren Nerven aus, zwischen dem Seiten- und Hinterstrang die hinteren. In jedem der drei Stränge lassen sich mehrere gesonderte Bündel unterscheiden (vgl. Fig. 16):

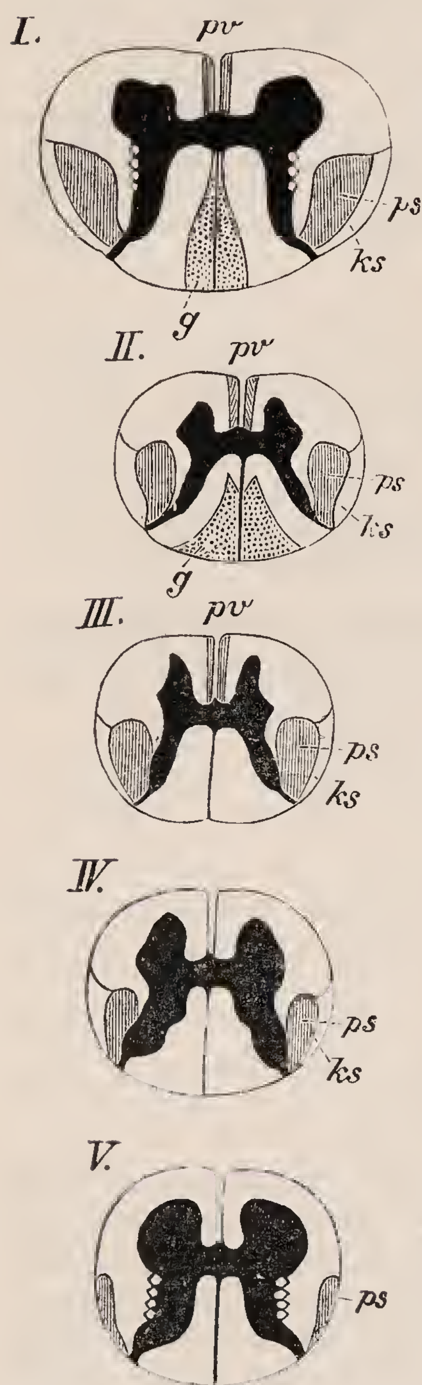


Fig. 16. Schematische Darstellung der Querschnitte der Rückenmarkstränge in verschiedenen Höhen.

(Nach Flechsig.)

I: Höhe d. 6. Cervikalwurzeln.
II: „ „ 3. Brustwurzeln.
III: „ „ 6. „
IV: „ „ 12. „
V: „ „ 4. Lendenwurzeln.

1. Im Vorderstrang:
   a) Pyramidenvorderstrang (pv),
   b) Vorderstranggrundbündel.
2. Im Seitenstrang:
   c) Pyramidenseitenstrang (ps),
   d) Kleinhirnseitenstrang (ks), dessen vorderster Teil Gowersscher Strang heißt.
   e) Seitenstranggrundbündel.
3. Im Hinterstrang:
   f) Gollscher oder zarter Strang (g),
   g) Burdachscher Strang oder Keilstrang.

Die weiße Substanz enthält markhaltige Nervenfasern, die graue enthält Nervenfasern und Nervenzellen.

Die Funktionen des Rückenmarks bestehen in Erregungsleitungen durch Fasern und Zellen, die in drei Hauptgruppen einzuteilen sind:

1. Leitung auf langen zentrifugalen Bahnen aus dem Gehirn durch das Rückenmark zu peripheren zentrifugalen Nerven.

2. Leitung auf langen zentripetalen Bahnen aus den peripheren zentripetalen Nerven durch das Rückenmark zum Gehirn.

3. Leitung auf kurzen Bahnen aus peripheren zentripetalen Nerven durch das Rückenmarkgrau zu peripheren zentrifugalen Nerven: Rückenmarksreflexe.

§ 1. Die langen zentrifugalen Bahnen.

Hierher gehören:

1. Motorische Bahnen, welche die Großhirnrinde mit den peripheren motorischen Nerven verbinden. Sie vermitteln die Erregungsleitung bei willkürlichen Bewegungen.

Sie werden gebildet von den Fasern der beiden Pyramidenstränge, den Vorderhornzellen und den vorderen Wurzeln.

Die Pyramidenstränge, die aus der Großhirnrinde kommen, geben in verschiedenen Höhen Fasern in das Rückenmarkgrau ab; daher nimmt der Querschnitt dieser Stränge nach unten ab. Die End-

bäumchen der Pyramidenfasern legen sich an Vorderhornzellen an, und zwar die der Pyramidenseitenstränge an Zellen derselben Seite, die der Pyramidenvorderstränge an Zellen der anderen Seite; die Pyramidenvorderstrangfasern kreuzen sich in der vorderen weißen Kommissur kurz vor der Endigung an Zellen.

Aus den Vorderhornzellen gehen die Achsenzylinderfortsätze in die vorderen Wurzeln über.

Pathologische Erfahrungen lehren, daß die beschriebenen Bahnen motorische sind. Es gibt Erkrankungen, die ausschließlich in motorischen Lähmungen bestehen, und bei denen die Pyramidenstränge und Vorderhornzellen anatomisch nachweisbare Veränderungen erleiden (Schwund des Nervengewebes und Ersatz desselben durch Bindegewebe). Mit diesen Erfahrungen stimmen überein die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Faserverlaufes.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks durch Verletzung oder Erkrankung erhält man sekundäre Degeneration der Pyramidenstränge unterhalb des betroffenen Querschnitts. Da solche Nervenfasern degenerieren, die von ihren Zellen getrennt sind (siehe S. 171), so geht auch hieraus hervor, daß die Ursprungszellen der Pyramidenfasern im Gehirn liegen.

2. Motorische Bahnen, welche Nervenkerne des Mittelhirns und Hinterhirns mit den peripheren motorischen Nerven verbinden.

Anatomische Untersuchungen haben ergeben, daß z. B. aus dem roten Kern der Haube, der Formatio reticularis, dem Brückengrau, dem Deitersschen Kern des Kleinhirns, der Olive Fasern entspringen, die im Vorder- und Seitenstranggrundbündel des Rückenmarks verlaufen und sich mit Vorderhornzellen verbinden.

Diese Bahnen leiten die Erregungen bei den von den Zentren des Mittelhirns und Hinterhirns vermittelten koordinierten reflektorischen Bewegungen und Bewegungsregulationen (siehe S. 186).

3. Aus physiologischen Gründen sind auch Bahnen für die Hemmung der Rückenmarksreflexe anzunehmen, die von der Rinde und den subkortikalen Ganglien des Großhirns zum Rückenmarkgrau ziehen; ihr anatomischer Verlauf ist im übrigen aber unbekannt.

4. Das Respirationsbündel, d. i. beiderseits ein Faserbündel, das vom Atemzentrum zu den Ursprungszellen der peripheren Atemnerven verläuft (siehe S. 65).

5. Die Bahnen der Gefäßnerven, und zwar:

a) Die Vasokonstriktorenbahnen gehen beiderseits vom Zentrum der Vasokonstriktoren in der Medulla oblongata größtenteils im Seitenstrange derselben Seite zu Rückenmarkszellen des Seitenhorns und von da in die vorderen Wurzeln (siehe S. 47).

b) Der Verlauf der Vasodilatatorenbahnen im Rückenmark ist noch nicht sicher bekannt; sie verlassen das Rückenmark teils in vorderen, teils aber auch in hinteren Wurzeln (siehe S. 48).

6. Die Bahnen für die sekretorischen Nerven der Schweißdrüsen sollen ähnlichen Verlauf wie die der Vasokonstriktoren haben.

§ 2. Die langen zentripetalen Bahnen.

Die peripheren zentripetalen Fasern ziehen zunächst zu den Zellen der Spinalganglien; von da ab gehen sie durch die hinteren Wurzeln in das Rückenmark und sondern sich hier in drei Gruppen:

1. Fasern, die, den Burdachschen Strang schräg durchsetzend, in den **gleichseitigen** Gollschen Strang gelangen und in diesem nach oben bis in das Gehirn gehen; sie enthalten die Bahnen für die Gelenk- und Sehnensensibilität und einen Teil der Tastsinnbahnen;

2. Fasern, die mit Endbäumchen an Zellen des Hinterhornes endigen. Die Neuriten dieser Zellen gehen **gekreuzt** durch die vordere Kommissur auf die andere Seite und verlaufen dort aufwärts im Vorder- und Seitenstranggrundbündel; es sind Bahnen für den Schmerz- und Temperatursinn und den anderen Teil der Tastsinnbahnen;

3. Fasern, die zu den Zellen der Clarkeschen Säulen (an der medialen Seite der Hinterhornbasis) ziehen; die Neuriten dieser Zellen gehen durch den **gleichseitigen** Kleinhirnseitenstrang zum Kleinhirn; es sind zentripetale Bahnen für die vom Kleinhirn vermittelten Reflexe (siehe S. 186).

Die Rückenmarkschwindsucht (Tabes dorsalis) ist eine Krankheit mit sensiblen Störungen, die durch Degeneration der hinteren Wurzeln und ihrer gesamten Einstrahlungszone im Rückenmark bedingt sind.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks erfolgt sekundäre Degeneration der Fasern der Gollschen und Kleinhirnseitenstrangbahnen oberhalb der betroffenen Stelle, also liegen die Ursprungszellen dieser Fasern unterhalb der Stelle.

Die hier gegebene kurze Uebersicht über die zentripetalen Bahnen stellt zwar die bisher bekannten wesentlichsten Tatsachen im allgemeinen zutreffend dar, die Verhältnisse sind jedoch im einzelnen viel komplizierter, weil die langen Fasern im Rückenmark noch Aeste nach unten und nach der Seite abgeben, die im Grau endigen. So teilt sich jede der hinteren Wurzelfasern, die in die Hinterstränge eintreten, in zwei Längsäste, einen stärkeren aufsteigenden, der mit dem Gollschen Strang schließlich zum verlängerten Mark kommt, und einen schwächeren absteigenden, der nach kurzem Verlaufe im Grau endigt. Beide Längsäste geben in ihrem Verlaufe Seitenäste, Kollateralen, ab, die auch im Grau endigen. Die Zellen der grauen Substanz, zu denen die Enden des absteigenden Längsastes und der Kollateralen gehen, geben ihrerseits wieder Neuriten ab, die auch wieder unter Abgabe von Kollateralen entweder in lange Bahnen übergehen oder nach kürzerem Verlaufe im Grau endigen. So ergibt sich, daß streng genommen nicht eine

so scharfe Trennung zwischen langen sensiblen Bahnen und den nachher zu beschreibenden Reflexbahnen zu machen ist, wie sie in der vorliegenden Darstellung der Uebersichtlichkeit halber gemacht wurde.

Der beschriebene Verlauf der langen Bahnen macht die Symptome der **Halbseitenläsion,** das ist halbseitige Querdurchtrennung des Rückenmarks verständlich; danach findet sich unterhalb der verletzten Stelle:

1. motorische Lähmung hauptsächlich auf der Seite der Verletzung; die verletzten motorischen Stränge des Rückenmarks liegen also hauptsächlich auf derselben Seite wie die zugehörigen peripheren motorischen Nerven;

2. sensible Lähmung, und zwar:

a) Lähmung des Wärme-, Kälte- und Schmerzsinnes auf der entgegengesetzten Seite der Verletzung.

Auf der Seite der Verletzung kann dabei Ueberempfindlichkeit des Schmerzsinnes auftreten.

b) Lähmung der Gelenk- und Sehnensensibilität auf derselben Seite wie die Verletzung.

c) Lähmung des Tastsinnes teils auf derselben, teils auf der entgegengesetzten Seite.

§ 3. Reflexe des Rückenmarks.

Die hier zu beschreibenden Reflexe des Rückenmarks sind hauptsächlich reflektorische Bewegungen.

Die Reflexbahnen.

Man unterscheidet direkte und indirekte Reflexbahnen.

Die direkte und indirekte Reflexbahn wird veranschaulicht durch das Schema in Fig. 17. Hier sind bei a die motorischen Zellen und Wurzeln dargestellt, b ist eine Spinalganglienzelle mit hinterer Wurzelfaser. Die sensible Kollaterale r legt sich direkt an eine motorische Zelle an: direkte Reflexbahn. Die sensible Kollaterale c verbindet sich dagegen erst mit der Zelle d, deren Achsenzylinderfortsatz durch die Kollateralen e, e, e mit motorischen Zellen in Verbindung tritt: indirekte Reflexbahn.

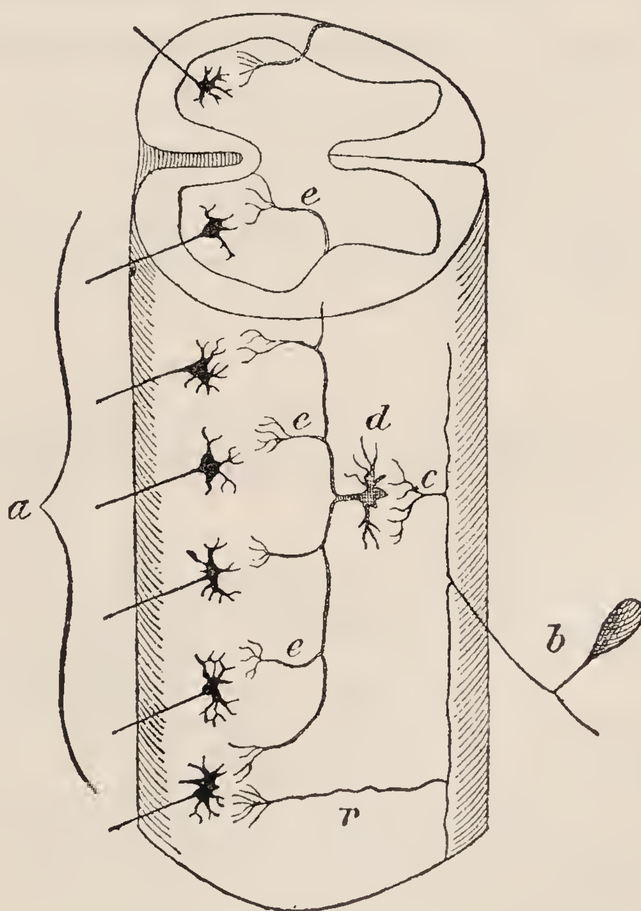


Fig. 17.

Die direkte Reflexbahn unterscheidet sich von der indirekten dadurch, daß erstere in ihrer Bahn nur zwei Zellarten hintereinander eingeschaltet enthält, nämlich die Spinalganglienzelle und die motorische Vorderhornzelle, während in der indirekten Bahn noch eine oder auch mehrere Zellen des Rückenmarkgrau zwischen jene beiden Zellarten eingeschaltet sind.

Man ersieht, daß besonders bei indirekten Reflexbahnen eine große Mannigfaltigkeit der Verbindungen zentripetaler mit motorischen Nerven möglich ist, wie sie auch erfordert wird durch die Mannigfaltigkeit der Ausbreitung der Reflexe.

Die Fasern derjenigen Reflexbahnen, durch welche verschiedene Höhen des Rückenmarkgrau miteinander verbunden sind, verlaufen hauptsächlich in dem Vorder- und Seitenstranggrundbündel und den Burdachschen Strängen.

Einteilung der Reflexe.

Die Reflexbewegungen, die vom Rückenmark vermittelt werden, sind leicht zu untersuchen an Kalt- und Warmblütern, bei denen eine Mitwirkung des Gehirns dadurch ausgeschlossen wird, daß man das Gehirn vom Rückenmark trennt.

Nach dem zeitlichen Verlaufe der Kontraktion teilt man die Reflexbewegungen ein in:

1. kurz dauernde Kontraktionen: Reflexzuckungen;
2. länger anhaltende Kontraktionen: tonische Reflexe;
3. rhythmische Bewegungen: z. B. die klonischen Reflexkrämpfe.

Tonische Reflexe entstehen nicht nur bei länger dauernder, sondern oft auch nach kurz dauernder sensibler Reizung.

Nach der Zahl der an der Bewegung beteiligten Muskeln teilt man die Reflexbewegungen ein in:

1. Die beschränkten unimuskulären Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirkes hat die Bewegung nur eines Muskels oder nur einer beschränkten Muskelgruppe zur Folge.

Beispiel: Kniephänomen. Reizt man die sensiblen Nerven der Patellarsehne durch einen Schlag auf die Sehne, so zuckt der Musculus quadriceps femoris infolge reflektorischer Erregung. Es gibt noch andere solcher durch Sehnenzerrung verursachten Reflexe, sie tragen zur Bewegungs- und Stellungsregulation des Körpers bei.

2. Die ausgebreiteten multimuskulären Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirks hat Kontraktion größerer Muskelgruppen oder der ganzen Körpermuskulatur zur Folge. Man unterscheidet hier:

a) geordnete oder koordinierte Reflexe; sie haben den Charakter des Zweckmäßigen.

Dem jeweiligen Zwecke entsprechend kontrahieren sich die an solchen Reflexen beteiligten Muskeln entweder gleichzeitig, oder in bestimmter zeitlicher Folge nacheinander.

Hierher gehören die vom Lendenmark vermittelten, als Austreibungsreflexe bezeichneten Vorgänge der Harn- und Kotentleerung, der Ejakulation, des Gebäraktes (siehe S. 181).

Manche der hierhergehörigen Reflexe dienen auch zur Abwehr, zum Schutz oder zur Flucht vor äußeren Reizen. Betupft man z. B. die Pfote

eines enthaupteten Frosches mit einem Tropfen Säure, so wischt der Frosch den Tropfen ab, kneift oder sticht man ihn, so sucht er zu entfliehen. Auch beim schlafenden Menschen sind ähnliche reflektorisch erfolgende Abwehrbewegungen zu beobachten.

Derartige vom Rückenmark vermittelten Reflexe sind übrigens bei Tieren viel mehr entwickelt, wie beim Menschen, bei dem das Gehirn eine mehr dominierende Stellung für die Koordination der Bewegungen erhalten hat (siehe S. 189).

Diese Bewegungen sehen wie willkürliche Bewegungen aus; sie sind aber nicht nachweisbar von Bewußtseinsvorgängen begleitet. Beachtenswert ist indes, daß die Rückenmarkzellen selbständig die zugeleiteten Reize zu zweckmäßiger Muskeltätigkeit verwerten können, in dieser Hinsicht also nicht verschieden sind von den Zellen des Großhirns, in denen psychophysische Prozesse vor sich gehen.

b) Ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe; sie haben den Charakter des Unzweckmäßigen.

An den Reflexkrämpfen kann die ganze Körpermuskulatur beteiligt sein.

Beispiel: Zahnkrämpfe der Kinder, Krämpfe bei Strychninvergiftung, Wundstarrkrampf. Bei Erwachsenen treten Reflexkrämpfe selten auf, und zwar nur nach sehr starker sensibler Reizung (bei intensiven Neuralgien).

In geringem Grade befinden sich übrigens alle Skelettmuskeln in einem fortwährenden reflektorischen Tonus, der durch die Gelenk- und Sehnensensibilität bedingt ist.

Wenn bei den Reflexkrämpfen nur Muskeln einer Seite in Kontraktion geraten, so liegen sie auf derselben Seite, auf der auch der sensible Reiz einwirkt. Gehen die Krämpfe auch auf die andere Seite über, so werden dort in der Regel nur Muskeln kontrahiert, die symmetrisch zu den beteiligten Muskeln der gereizten Seite liegen.

Da Reizung jeder einzelnen sensiblen Faser Reflexkrämpfe der ganzen Körpermuskulatur hervorrufen kann, so muß eine leitende Verbindung sämtlicher sensiblen Fasern mit sämtlichen motorischen vorhanden sein. Diese Verbindungen sind in der Norm aber nicht alle in gleicher Weise leitfähig, so daß die Erregung nur auf einzelnen Bahnen sich ausbreitet, und so die geordneten Reflexe entstehen.

Reflexzeit

ist die Zeit vom Beginn der sensiblen Reizung bis zum Beginn der Tätigkeit im peripheren Erfolgsorgan.

Reduzierte Reflexzeit heißt die Zeit vom Eintritt der Erregung ins Rückenmark bis zum Austritt aus demselben, sie ist gleich der Reflexzeit vermindert um die Zeit, die auf die Leitung in den peripheren Nerven und das Latenzstadium des Muskels entfällt.

Die Reflexzeit ist bei mäßig starker Reizung mehrere Tausendstelsekunden größer als sie sein würde, wenn der motorische Nerv die unmittelbare Fortsetzung des gereizten sensiblen wäre; sie ist innerhalb gewisser Grenzen um so kleiner, je stärker der sensible Reiz ist.

Einflüsse auf die Reflexe.

Die Reflexerregung ist abhängig von

1. der Stärke des Reizes: Zum Auslösen der Reflexe ist eine gewisse Reizstärke erforderlich. Sehr starke Reize können anderseits die Reflexe hemmen;

2. der Reizzahl und -folge: Ein einzelner starker Induktionsstrom vermag Reflexe weniger leicht auszulösen, als mehrere aufeinanderfolgende schwache Induktionsströme;

3. dem Ort der Einwirkung der Reize: Durch Reizung der Hautsinnesapparate lassen sich die Reflexe leichter auslösen als durch direkte Reizung der sensiblen Nervenstämme.

Die Reflexerregbarkeit ist:

erhöht: bei gewissen Vergiftungen (Strychnin), sowie im Wundstarrkrampf. Sie ist im Kindesalter größer als bei Erwachsenen;

herabgesetzt: bei gewissen Vergiftungen (Chloroform, Alkohol), bei Ermüdung, bei Temperaturerniedrigung.

Kaltblüter (Frosch) zeigen allerdings beim Abkühlen eine Steigerung der Reflexerregbarkeit.

Hemmung und Bahnung der Reflexe.

Durch den Willen kann man manche Reflexe unterdrücken. Es können jedoch reflektorische Bewegungen solcher Muskeln, die nie willkürlich bewegt werden können, auch nicht willkürlich unterdrückt werden (z. B. Gebärakt der Uterusmuskulatur, Pupillenverengerung).

Es soll besondere, unabhängig vom Willen tätige Hemmungsmechanismen für die Reflexe geben.

Man vermutet, daß die Zentren solcher Mechanismen beim Menschen in den Gehirnganglien liegen und daß von ihnen Fasern zum Rückenmarkgrau gehen, die in noch unbekannter Weise auf die Zellen so wirken, daß die Reflexe gehemmt werden. Beim Frosch sollen Hemmungszentren für die Reflexe im Mittelhirn (Lobi optici) liegen, deren Reizung die Reflexe unterdrückt.

Der nach Reizung eines sensiblen Nerven gewöhnlich eintretende Reflex kann zuweilen auch gehemmt werden durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven.

Manchmal kann freilich auch das Entstehen eines Reflexes durch Erregungen, die vom Großhirn zugeleitet werden, oder durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven begünstigt werden. Diese Erscheinung wird als Bahnung der Reflexe bezeichnet.

Hemmung und Bahnung von der Großhirnrinde her spielen eine wichtige Rolle bei der Einübung zweckmäßiger Reflexe.

Lokalisation einiger Reflexzentren im Rückenmark.

Einige der Zentren für zweckmäßige Reflexbewegungen finden sich im Rückenmark an bestimmten Stellen lokalisiert, nämlich:

1. im unteren Teil des Halsmarks: das Pupillenerweiterungszentrum (siehe S. 208);

2. im Lendenmark: die Zentren für die Kotentleerung (siehe S. 92), die Harnentleerung (siehe S. 112), die Erektion und Ejakulation, sowie für den Gebärakt (siehe Kapitel XXVII und XXIX).

Kapitel XIX. **Gehirn.**

§ 1. Leitungsbahnen.

Die Leitungsbahnen des Gehirns sind einzuteilen in:

I. Bahnen für die Erregungsleitung bei **psycho-physischen** Prozessen; sie führen durch die Großhirnrinde und sind demnach einzuteilen in:

A. **Kortikopetale Bahnen,** d. s. Verbindungsbahnen zwischen den peripheren sensiblen Nerven und den Großhirnrindenbezirken, in welchen die bewußten Empfindungen zustande kommen.

Die von den sensiblen Rückenmarksnerven kommenden kortikopetalen Bahnen verlaufen im Rückenmark teils ungekreuzt in den Gollschen Strängen, teils gekreuzt in den Seitenstranggrundbündeln.

Der Gollsche Strang endigt zunächst in Zellen des Kerns des zarten Strangs, von da ziehen Fasern durch die graue Substanz nach vorne und kreuzen sich über und hinter der Pyramidenkreuzung mit denen der anderen Seite; diese Kreuzung heißt Schleifenkreuzung. Nach der Kreuzung ziehen die Fasern zusammen mit den im Rückenmark schon gekreuzten sensiblen Bahnen, die in den Seitensträngen nach oben verlaufen, als Schleifenbahn durch die Haube der Brücke und des Hirnschenkels, die ventro-lateralen Kerne des Thalamus opticus, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel und den Stabkranz zur Großhirnrinde.

Unterwegs nimmt die Schleifenbahn Fasern auf, die von den Nervenkernen kommen, in denen die sensiblen Gehirnnerven (ausgenommen Opticus und Olfactorius) nach ihrem Eintritt ins Gehirn endigen; diese Fasern kreuzen sich vor ihrem Eintritt in die Schleife.

Die kortikopetalen Bahnen der Sehnerven gehen vom Tractus opticus durch den lateralen Kniehöcker, den Thalamus opticus und die Gratioletsche Strahlung des Stabkranzes zum Occipitallappen der Rinde. Die Olfactoriusfasern ziehen vom Bulbus olfactorius direkt zum zugehörigen Rindenbezirk.

B. **Kortikofugale Bahnen,** d. s. Verbindungsbahnen zwischen den Großhirnrindenbezirken, von welchen die Erregungen bei willkürlicher Bewegung ausgehen, und den Muskeln. Sie werden hauptsächlich gebildet von den Pyramidenbahnen.

Die Pyramidenbahnen nehmen ihren Ursprung in den Zentralwindungen der Großhirnrinde und ziehen von da durch den Stabkranz, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, die Mitte des Hirnschenkelfußes und die Brücke bis zum verlängerten Mark. Hier bleibt ein kleiner Teil der Fasern auf derselben Seite und geht in den Pyramidenvorderstrang über, der größere Teil zieht in der Pyramidenkreuzung auf die andere Seite und geht dort, das Vorderhorn durchziehend, in den Pyramidenseitenstrang über (siehe S. 174).

Auf dem Wege vom Großhirn bis zur Pyramidenkreuzung geben die Pyramidenbahnen Fasern ab für die Ursprungszellen der motorischen Fasern der Gehirnnerven. Die zu diesen Zellen gehenden Pyramidenfasern kreuzen sich kurz vor dem Eintritt in die Zellen.

Zu den kortikofugalen Bahnen gehören auch noch:

1. Bahnen, die von der Rinde zu den unten zu beschreibenden Zentren für die Koordination und Regulation der Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts etc. führen; diese Bahnen ermöglichen ein Eingreifen des Willens in die genannten Reflexbewegungen (siehe S. 183 u. 186).

2. Bahnen, die von der Rinde zu den Innervationszentren der Kreislauforgane, der Darm- und Blasenmuskulatur, der Speichel-, Magen-, Schweiß- und Tränendrüsen u. a. gehen. Diese Bahnen, deren anatomische Abgrenzung noch nicht bekannt ist, werden teils willkürlich erregt (willkürliche Beeinflussung der Kot- und Harnentleerung), teils unwillkürlich im psychischen Affekt; sie vermitteln dann Psychoreflexe auf die genannten Organe. Unwillkürlich, im psychischen Affekt, können übrigens auch die Skelettmuskeln erregt werden.

C. **Interkortikale Bahnen,** d. s. Bahnen, die die verschiedenen Bezirke der Großhirnrinde untereinander verknüpfen. Sie werden auch Assoziationsbahnen genannt, weil sie die Assoziation der verschiedenen Sinnesempfindungen zu Vorstellungen und die Verarbeitung der Vorstellungen in den Prozessen des Denkens, des Begehrens, des Wollens vermitteln sollen.

Man teilt sie ein in:

1. unilaterale Assoziationsbahnen, durch welche Rindenbezirke, die auf derselben Seite liegen, verbunden werden;

2. bilaterale Assoziationsbahnen, durch welche Rindenbezirke, die auf verschiedenen Seiten liegen, verbunden werden. Diese, auch Kommissurenbahnen genannt, ziehen hauptsächlich durch den Balken.

II. **Reflexbahnen,** und zwar

A. Bahnen für die Koordination und Regulation der ausgedehnten Bewegungen, die zur Erhaltung des Körpergleichgewichtes dienen. Die Zentren für diese Reflexe liegen hauptsächlich im Kleinhirn und in den Vierhügeln (siehe S. 186).

Die wichtigsten zentripetalen Bahnen für diese Zentren sind folgende:

1. Zum Kleinhirn führen:

a) die Kleinhirnseitenstrangbahnen und Gowersschen Stränge aus dem Rückenmark.

Erstere gehen durch die Corpora restiformia, letztere durch die Brücke und um die vorderen Kleinhirnschenkel herum zur grauen Substanz der Kleinhirnrinde.

b) Die zentralen Fortsetzungen des Nervus vestibularis, die vom Vestibulariskern zur Kleinhirnrinde ziehen.

2. Zu den Vierhügeln führen Fasern, die mit der Schleife verlaufen, also hauptsächlich aus dem Rückenmark kommen und in den hinteren Vierhügeln endigen.

Zentrifugale Bahnen für jene Zentren sind die Bahnen, die teils aus dem Kleinhirn, teils aus den Vierhügeln zunächst zu tiefer gelegenen Kernen des Hinter- und Mittelhirns (roter Kern der Haube, Kerne der Formatio reticularis und des Brückengrau, Deitersscher Kern, Olive) führen und von da durch die Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks (siehe S. 175) zu den motorischen Vorderhornzellen usw. gehen.

Zu den genannten Zentren führen außerdem noch aus der Großhirnrinde Bahnen, die das Eingreifen des Willens in den Ablauf dieser Reflexe vermitteln.

Diese gehen von der Rinde zum Teil zu den Kernen in der Haube, der Formatio reticularis, dem Brückengrau etc., zum Teil zu den Vierhügeln und zum Kleinhirn.

Auch gibt es Bahnen, die vom Kleinhirn zur Großhirnrinde ziehen, ihre physiologische Bedeutung ist aber unbekannt.

B. Bahnen für die weniger ausgedehnten Reflexe, die sich zwischen den zentripetalen und zentrifugalen Hirnnerven abspielen. Diese Reflexbahnen bestehen in mannigfachen kürzeren Verbindungen zwischen den Ursprungskernen der beteiligten Nerven.

§ 2. Zentren des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark ist für die Erhaltung des Lebens von ganz besonderer Bedeutung. Es enthält nämlich Zentren zur Regulation der Vorgänge, die die Erhaltung des normalen Stoffwechsels bezwecken (Zentren für die Atmung, den Blutkreislauf und die Bewegungen und Sekretionen des Verdauungskanals). Die hervorragende Bedeutung dieser Zentren für das Leben geht daraus hervor, daß Zerstörung des verlängerten Marks sofort den Tod zur Folge hat, während Verletzungen anderer Teile des Zentralnervensystems nicht direkt lebensgefährlich sind.

Die Zentren des verlängerten Marks sind schon in der Lehre vom Stoffwechsel erwähnt worden; auch ihre Eigenschaften wurden dort ausführlich beschrieben, so daß es hier genügt, sie noch einmal kurz im Zusammenhang aufzuzählen.

1. **Das Atemzentrum** (siehe S. 65). Von ihm aus werden die Muskeln in geordneter Weise in Erregung versetzt, die abwechselnd die Inspiration und Exspiration bewirken (Zwerchfell und Intercostales externi für die Inspiration, Intercostales interni für die Exspiration). Seine Erregungsgröße ist abhängig von dem Atembedürfnis des Körpers, weil Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute als normale Atemreize wirken. Reflektorisch wird der Atemrhythmus reguliert durch zentripetale, aus den Lungen zum Zentrum leitende Vagusfasern, von denen die exspiratorisch wirksamen Fasern bei der Inspiration, die inspiratorisch wirksamen bei starker Exspiration gereizt werden.

2. **Die Zentren für die Kreislauforgane** (siehe S. 45) und zwar:

a) das Zentrum der herzhemmenden Vagusfasern;

b) das Zentrum der aus dem Halssympathicus und dem ersten Brustganglion zum Herzen führenden Herzbeschleunigungsfasern;

c) das Zentrum für die gefäßverengernden Nerven;

d) das Zentrum für die gefäßerweiternden Nerven.

Diese Zentren haben die Aufgabe, durch Veränderung der Schlagzahl und Schlagstärke des Herzens, sowie durch Veränderung des Gefäßmuskeltonus die Gesamtstärke des Blutstromes und die Blutverteilung im Körper den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen.

Die Zentren der Herzhemmungsfasern und der Vasokonstriktoren sind tonisch erregt; ihre Erregung wird verstärkt durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute. Dies scheint den Zweck zu haben, bei Erstickungsgefahr das Herz durch geringere Tätigkeit vor zu schneller Erschöpfung zu schützen und die durch

die verminderte Herztätigkeit drohende Herabsetzung des Blutdrucks zu kompensieren durch Verstärken des Gefäßmuskeltonus.

Im übrigen vermitteln die Zentren der Kreislauforgane mannigfache Reflexe, was bei ihrer Aufgabe, die Blutverteilung dem jeweiligen Bedürfnisse anzupassen, begreiflich ist.

3. **Zentren für Bewegungsvorgänge und Sekretionen des Verdauungskanals** (siehe Kap. VIII und IX) und zwar:

a) Zentren für Beißen, Saugen, Kauen, Schlucken, Magen- und Darmbewegungen, Erbrechen. Von diesen Zentren werden die des Beißens, Saugens und Kauens willkürlich vom Großhirn aus in Erregung versetzt; die anderen unterliegen nicht dem Willen. Bei Neugeborenen erfolgt das Saugen allerdings reflektorisch. Das Schlucken erfolgt reflektorisch, wenn der Bissen von der Zunge hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben ist. Das Zentrum für den Brechakt wird nicht nur reflektorisch, sondern auch durch psychische Einflüsse (Vorstellung ekelerregender Dinge) erregt. Die Darmbewegungen werden auch von psychischen Affekten beeinflußt.

b) Zentren für die Speichel-, Magen-, Darm- und Pankreassekretionen.

Die Erregung dieser Zentren erfolgt unwillkürlich und zwar hauptsächlich reflektorisch (durch Einführen der Speisen in den Verdauungskanal), jedoch auch durch psychische Einflüsse (Vorstellung schmackhafter Speisen erregt Speichel- und Magensekretion. Siehe S. 78 und 81).

4. **Zentren für die Schweiß- und Tränensekretion** (siehe S. 137 und 224).

Auch diese Zentren werden nicht willkürlich erregt. Das Schweißzentrum wird reflektorisch oder direkt erregt durch Temperaturerhöhung (Hitze), sowie durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute (Erstickung). Seine Erregung ist auch abhängig von psychischen Einflüssen (Angstschweiß).

Die Erregung des Tränensekretionszentrums erfolgt reflektorisch durch Reizung der Conjunctivalnerven oder starke Belichtung des Auges, sowie durch psychische Einflüsse (Weinen).

5. In der Medulla oblongata findet sich ein Zentrum, das zur Glykogen- und Zuckerbildung in der Leber (siehe S. 106) in Beziehung steht; seine Verletzung (**Zuckerstich,** Piqûre) hat vorübergehend Diabetes mellitus zur Folge.

6. Zentrum des **Lidschlusses.** Dieses wird willkürlich erregt oder reflektorisch. Reflektorische Erregung erfolgt bei Berührung der Cornea oder Conjunctiva (taktiler Blinzelreflex) oder bei starker Belichtung des Auges (optischer Blinzelreflex). Der zentrifugale Nerv ist der Facialis, der den Orbicularis palpebrarum innerviert. Die reflektorische Lidbewegung erfolgt immer doppelseitig, auch bei nur einseitiger sensibler Reizung. (Siehe auch S. 224.)

§ 3. Zentren in dem Kleinhirn, der Brücke, den Vierhügeln und den subkortikalen Ganglien des Großhirns.

Die hier gelegenen Zentren vermitteln, soweit ihre Funktion bisher bekannt ist, die Koordination und Regulation einer Reihe von komplizierten Muskelbewegungen, und zwar vor allem:

1. derjenigen Skelettmuskelbewegungen, die der normalen Haltung und den Ortsbewegungen des Körpers dienen;

2. die Bewegungen der äußeren und inneren Augenmuskeln, welche für den Sehakt von Bedeutung sind.

1. Zentren für die normale Haltung und für die Ortsbewegungen des Körpers.

Diese Zentren vermitteln die Koordination und Regulation der Muskelkontraktionen, welche dem Stehen, Gehen, Laufen usw. dienen. Insbesondere vermitteln sie auch reflektorische Bewegungen, welche bei der normalen Haltung und den Ortsbewegungen den Körper im Gleichgewicht zu halten haben. Wenn beim Stehen oder Gehen das Gleichgewicht des Körpers gestört wird, so daß er umzufallen droht, so bewirken diese Zentren derartige kompensatorische Bewegungen der Körpermuskulatur, daß dadurch das Gleichgewicht und die normale Haltung wiederhergestellt wird. Bei groben Gleichgewichtsstörungen ist das ohne weiteres zu beobachten, aber auch bei geringeren Abweichungen von der normalen Haltung erfolgen diese kompensatorischen Bewegungen, hier in weniger auffallender Weise und so unbewußt, daß man erst durch die Ausfallerscheinungen bei gewissen Erkrankungen darauf anfmerksam gemacht worden ist. Die zentripetalen Nerven, die den Zentren Aufschluß über die Stellung des Körpers geben, sind:

a) solche sensiblen Nerven, die in den Muskelsehnen und Gelenken des ganzen Körpers endigen, und die über die Stellung der einzelnen Glieder zueinander und über den Grad der Muskelspannung Aufschluß geben;

b) der Nervus vestibularis, der in den Otolithenorganen und Bogengängen des inneren Ohres endigt. Diese sind Sinnesorgane für die Wahrnehmung der Stellungen und Bewegungen des Kopfes (siehe S. 240).

Auch der Sehnerv hat Einfluß auf die Erregung dieser Zentren, weil er uns durch Vermittlung von optischen Eindrücken über die Lage des Körpers zu den Gegenständen der Außenwelt orientiert.

An der Ausführung der kompensatorischen Bewegungen ist fast die ganze Skelettmuskulatur beteiligt.

Was den Sitz der Zentren anlangt, so soll die Regulation der Bewegungen der unteren Extremitäten, die z. B. beim Stehen und den Ortsbewegungen erfolgt, durch das Kleinhirn vermittelt werden; dagegen sollen durch Zentren in den Vierhügeln die Bewegungen der Arme, der Hände und des Kopfes geregelt werden.

Ueber Sitz und Abgrenzung der Zentren im einzelnen ist noch nichts Sicheres auszusagen, was begreiflich ist, wenn man bedenkt, daß diese Zentren eine Verbindung des weitaus größten Teiles aller sensiblen Nerven mit sämtlichen motorischen darstellen. Ueber die Reflexbahnen, die durch diese Zentren gehen, siehe S. 183.

Die durch diese Zentren vermittelten Bewegungen gehören also zu den geordneten Reflexen (siehe S. 178). Bemerkenswert ist, daß diese geordneten Reflexe nicht angeboren sind, sondern erst nach der Geburt durch Gewöhnung aus ursprünglich willkürlichen Bewegungen entstehen. Das neugeborene Kind zeigt diese Reflexe noch nicht. Andere geordnete Reflexe sind angeboren, z. B. Schlucken, Niesen, Husten.

Finden infolge von krankhaften Veränderungen und Verletzungen Unterbrechungen in den zu- oder ableitenden Bahnen für diese Zentren oder in den Zentren selbst statt, so ist eine Störung der Regulation der Bewegungen des Körpers die Folge. Deshalb werden z. B. bei Rückenmarkschwindsucht, bei der die sensiblen Nerven der unteren Extremitäten gelähmt sind, unzweckmäßige und unsichere Bewegungen beim Gehen ausgeführt. Man nennt das Ataxie. Der Rückenmarkschwindsüchtige kann sich auch nicht mehr aufrecht stehend erhalten, wenn er durch Schließen der Augen sich die Möglichkeit nimmt, um sich über seine Körperstellung mit Hilfe des Gesichtssinnes zu orientieren.

Ferner kommt es vor, daß jene Zentren und ihre Bahnen nur einseitig durch krankhafte Prozesse gelähmt oder krankhaft gereizt werden. Die Folge davon ist, daß die Erregungen, die den in Tätigkeit zu versetzenden Muskeln zugeleitet werden, einseitig geschwächt oder verstärkt sind. Daraus resultieren abnorme Haltungen und Bewegungen des Körpers; sie heißen Zwangslagen und Zwangsbewegungen, weil sie unwillkürlich, ja gegen den Willen hervorgebracht werden. Zwangsbewegungen bei Tieren sind z. B. Reitbahnbewegung, Uhrzeigerbewegung und Rollbewegungen. Bei gesunden Individuen lassen sich auch Zwangsbewegungen beobachten, wenn sie in „Drehschwindel“ versetzt werden oder wenn ein konstanter elektrischer Strom quer durch den Hinterkopf geleitet wird.

2. Zentren für die Koordination und Regulation der Bewegung der äußeren und inneren Augenmuskeln.

Die Zentren für die Augenbewegungen liegen in den Augenmuskelkernen der grauen Substanz am Boden des Aquaeductus Sylvii und des vierten Ventrikels.

a) Die Zentren für die Koordination und Regulation der gleichzeitigen Bewegungen beider Augen. Über die Funktion dieser Innervationszentren siehe S. 219 u. 222. Reflexe, die von diesen Zentren vermittelt werden, sind:

1. vom Opticus ausgelöste unwillkürliche Augenbewegungen, die dazu dienen, den Blick auf aufblitzendes Licht zu richten oder bewegten Gegenständen mit dem Blicke zu folgen;

2. reflektorische Augenbewegungen, die ausgelöst werden von dem Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen (Bogengänge des inneren Ohres, zentripetaler Nerv ist der Vestibularis). Hierher gehören die kompensatorischen Augenbewegungen, die unwillkürlich bei Bewegungen des Kopfes ausgeführt werden, um den Blick auf fixierte Gegenstände gerichtet zu halten.

Zwangsbewegungen der Augen, die bei Erkrankungen dieser Zentren und ihrer Bahnen auftreten können, heißen Nystagmus.

b) Zentrum für die Pupillenverengerung, die reflektorisch nach Lichteinfall in die Augen erfolgt (siehe S. 208).

c) Zentrum für die gemeinschaftliche Innervation der Accommodations-, Konvergenz- und Pupillenverengerungsmuskeln. Dieses Zentrum wird erregt bei dem Sehen in die Nähe (siehe S. 205).

Durch die Ganglien des Thalamus sollen noch gewisse unwillkürliche instinktive Ausdrucksbewegungen (unbewußte Gesichtsmimik, Lachen, Weinen u. a.) vermittelt werden.

Zentrum für die Temperaturregulation. Im Kopf des Streifenhügels soll ein Zentrum liegen, das die Temperaturregulation (siehe S. 136) vermittelt.

Ueber die Funktion der Zirbeldrüse ist nichts bekannt. Ueber die Funktion der Hypophyse siehe S. 115.

§ 4. Funktionen der Großhirnrinde.

In den Zellen der Großhirnrinde spielen sich die psychophysischen Prozesse ab. Die Großhirnrinde ist der Sitz der Intelligenz. Menschen, deren Großhirnrinde krankhaft verändert ist, oder Tiere, denen das Großhirn exstirpiert ist, sind blödsinnig; sie verhalten sich der Außenwelt gegenüber teilnahmlos, weichen keiner

Gefahr aus, suchen nicht selbständig ihre Nahrung auf, sondern zeigen nur noch jene zweckmäßigen Reflexbewegungen, die von den niederen Zentren des Gehirns und Rückenmarks vermittelt werden.

In der Tierreihe ist das Großhirn um so stärker entwickelt, die Windungen sind um so zahlreicher, je größer die Intelligenz ist.

Je mehr die Funktionen der Großhirnrinde entwickelt sind, je mehr mithin die Ueberlegung Einfluß auf das Handeln gewonnen hat, desto mehr tritt die Selbständigkeit der im Hirnstamm und im Rückenmark gelegenen Zentren für die Bewegungen des Körpers zurück.

Die verschiedenen psychischen Vorgänge (verschiedene Sinnesempfindungen, verschiedene motorische Impulse) sind in verschiedenen, allerdings nicht scharf abgrenzbaren Großhirnrindenbezirken lokalisiert.

An höheren Tieren (besonders Affen und Hunden) hat man die Funktionen der einzelnen Rindenbezirke experimentell festzustellen gesucht in zweierlei Weise: entweder durch Beobachtung der Erscheinungen bei lokalisierter Reizung einzelner Rindenbezirke oder durch Studium der Ausfallerscheinungen nach Exstirpation solcher Bezirke.

Die Methode der lokalisierten elektrischen Reizung hat ergeben, daß auf der Großhirnrinde der Tiere eine Zahl bestimmter Felder aufzufinden ist, deren Reizung immer Kontraktion je einer bestimmten Muskelgruppe und zwar meist, wenigstens bei nicht zu starker Reizung, nur auf der entgegengesetzten Körperseite, zur Folge hat. Diese Felder, motorische Rindenfelder genannt, liegen im wesentlichen in den Zentralwindungen.

Bei dieser lokalisierten Reizung liegt der Angriffspunkt des Reizes in den Rindenzellen selbst, nicht in den unter der Rinde gelegenen Nervenfasern, denn

1. nach Entfernen der Rinde ist zur Reizung der weißen Substanz ein stärkerer Reiz notwendig, als bei Rindenreizung;
2. die Rindenreizung wird bei mäßiger Vergiftung mit Chloralhydrat und mit Kokaïn unwirksam, nicht aber die Reizung der weißen Substanz;
3. die Latenzzeit ist bei Rindenreizung erheblich größer, als bei Reizung der weißen Substanz.

Nach Hirnrindenreizung tritt unter Umständen gleichzeitig mit der Kontraktion einer Muskelgruppe Erschlaffung der zugehörigen Antagonisten ein.

Partielle Exstirpationen von Rindenbezirken haben oft Ausfallerscheinungen zur Folge, die freilich nicht immer bleiben, sondern teilweise nach einiger Zeit wieder zurückgehen.

Die bleibenden Ausfallerscheinungen nach Exstirpation beruhen darauf, daß das Zentrum, in dem die betreffende Funktion lokalisiert ist, entfernt wurde. Die vorübergehenden Ausfallerscheinungen werden darauf zurückgeführt, daß mit der Exstirpation Reizerscheinungen verknüpft sind, die sich in Hemmungen anderer Funktionen äußern, oder daß die Funktionen des exstirpierten Zentrums später allmählich von anderen Zentren übernommen werden.

Die Lehre von der Lage der Zentren der Großhirnrinde des Menschen ist gegründet:

1. auf anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Verlauf der Fasern, durch die die Großhirnrindenbezirke untereinander, sowie mit anderen Teilen des Zentralnervensystems verbunden sind;
2. auf klinische Beobachtungen im Verein mit den Ergebnissen der pathologisch-anatomischen Forschung, teilweise auch auf die Ergebnisse von

Reizversuchen, die gelegentlich bei Operationen an der bloßgelegten Hirnrinde gemacht worden sind.

Die ihrer Funktion nach bekannten Großhirnrindenbezirke des Menschen werden eingeteilt in:

I. **Sinnessphären**, d. s. die Zentren, in denen die bewußten Sinnesempfindungen zustande kommen:

1. **Die Körperfühlsphäre.** Sie liegt in den beiden Zentralwindungen, besonders der hinteren, in dem hinteren Teile der obersten Stirnwindung, dem Lobus paracentralis und Gyrus fornicatus (vgl. die Fig. 18 und 19). Ihre zentripetalen Stabkranzfasern sind die indirekten Fortsetzungen der hinteren Wurzeln (Schleife), die durch die ventrolateralen Kerne des Thalamus opticus und von da in den Stabkranz gehen. In der Körperfühlsphäre kommen die Hautsinnes- und Organempfindungen zustande.

Einige der unbestimmten Organempfindungen kommen vielleicht auch in den niederen Zentren des Gehirns zustande.

2. **Die Hörsphäre** liegt in der Mitte und im hinteren Teile der oberen Schläfenwindung und in beiden Querwindungen des Schläfenlappens. Ihre zentripetalen Stabkranzfasern sind die indirekten Fortsetzungen des Nervus cochlearis (durch die laterale Schleife und den medialen Kniehöcker zum Stabkranz).

Der Nervus vestibularis soll nicht mit der Hörsphäre, sondern mit der Körperfühlsphäre verbunden sein.

In der oberen Schläfenwindung liegt auch das sensorische Sprachzentrum, das das Verständnis der Sprache vermittelt.

3. **Die Sehsphäre** liegt im Cuneus, Lobus lingualis und Occipitalpol. Ihre zentripetalen Stabkranzfasern liegen in der Gratioletschen Strahlung (Fortsetzung des Tractus opticus durch den äußeren Kniehöcker in den Stabkranz).

4. **Die Riechsphäre** liegt im Uncus und im Gyrus hippocampi.

Die Lage der S c h m e c k s p h ä r e ist noch nicht bekannt.

II. **Motorische Sphären**, d. s. Zentren, von denen die motorischen Impulse ausgehen. Sie liegen in der vorderen Zentralwindung und in den hinteren Teilen der Stirnwindungen, fallen also zum Teil mit der Körperfühlsphäre zusammen. Sie erstrecken sich auf der linken Seite weiter nach hinten, als auf der rechten. Ihre zentrifugalen Stabkranzfasern sind die Pyramidenbahnen, deren Ursprung hauptsächlich in der vorderen Zentralwindung liegt. In den oberen Teilen dieser Windungen entspringen die motorischen Fasern für die unteren Extremitäten, in den mittleren die für die

oberen Extremitäten, in den unteren die für den Facialis. In dem hinteren Teil der unteren Stirnwindung, und zwar in der Regel in

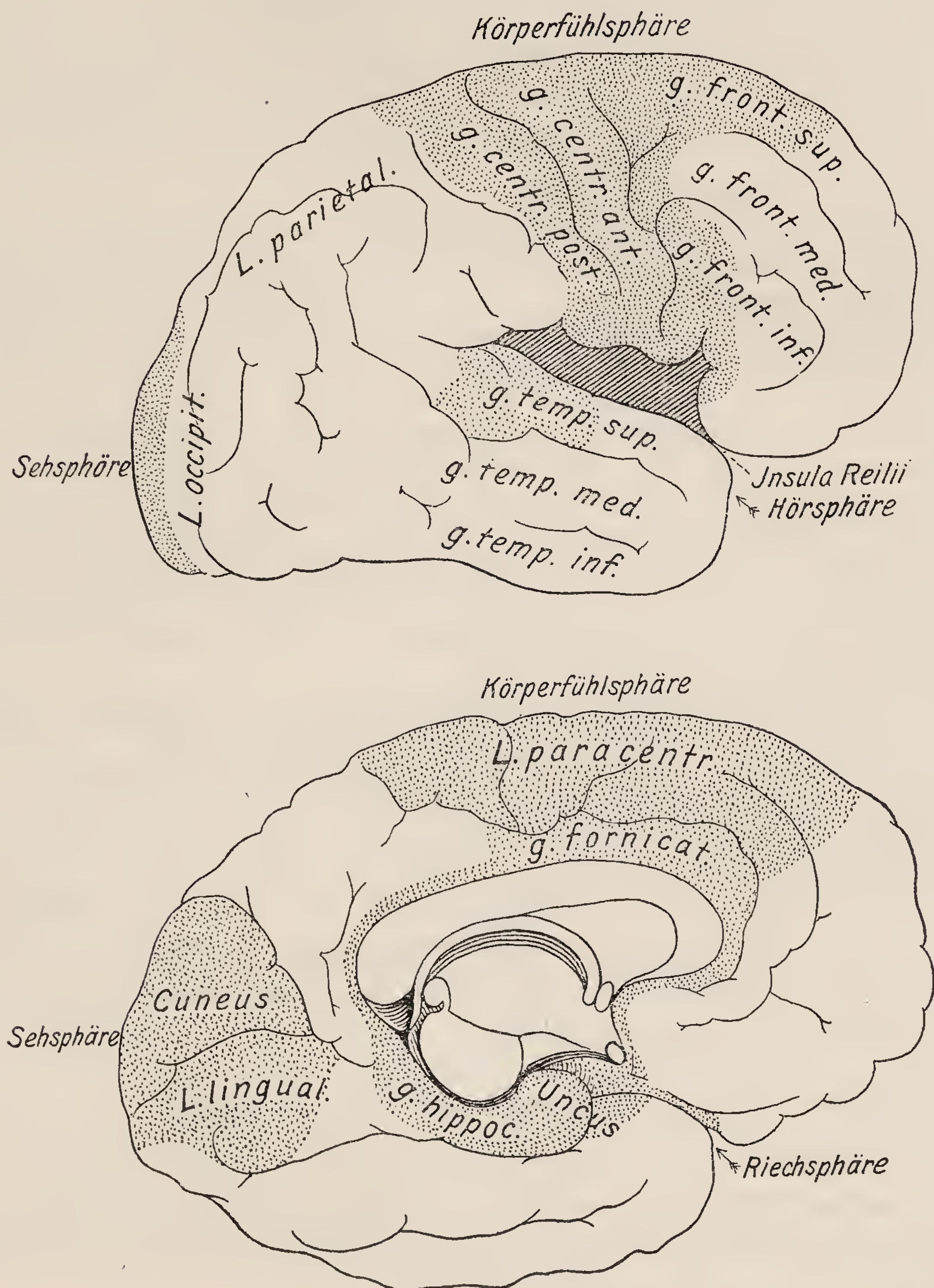


Fig. 18 und 19. Sinnessphären der Großhirnrinde.
Die Sinnessphären sind punktiert. In Fig. 18 ist, um die Ausdehnung der Hörsphäre zu veranschaulichen, der Schläfenlappen etwas nach unten verzogen gezeichnet, so daß die Insel (dunkel schraffiert) zu sehen ist.

der linken Großhirnhemisphäre (Brocasche Windung), liegen die motorischen Zentren der Muskeln für die Sprachbildung (motorisches Sprachzentrum).

Die Impulse, die zu den willkürlichen Bewegungen führen, entstehen allerdings nicht erst in den motorischen Bezirken, sondern sie werden diesen von anderen Stellen zugeleitet. Isoliert man die motorischen Bezirke durch einen Schnitt an ihrer Grenze von der übrigen Rinde, so

treten dieselben Bewegungsstörungen, wie nach Exstirpation der motorischen Bezirke, auf.

Auch in anderen Sinnessphären liegen noch motorische Bezirke, z. B. in dem Occipitallappen Zentren für Augenbewegungen.

Die Bezirke der Großhirnrinde, welche nicht zu den sensorischen oder motorischen Sphären gehören, sollen **Assoziationszentren** sein, d. h. Zentren, die der Assoziation der Sinnesempfindungen und den Prozessen des Denkens dienen.

Anatomisch sollen sich die Assoziationszentren von den anderen Zentren durch folgendes unterscheiden: Erstere sollen hauptsächlich durch Assoziationsfasern untereinander und mit den anderen Zentren verknüpft sein, aber verhältnismäßig wenige Stabkranzfasern, die die Verbindung mit niederen Gehirnteilen herstellen, enthalten. Zu den sensiblen und motorischen Sphären soll dagegen der größte Teil der Stabkranzfasern führen. Auch sollen die einzelnen Sinnessphären durch Assoziationsfasern nicht untereinander, sondern nur mit Assoziationszentren verknüpft sein.

Mitbewegung nennt man die unbeabsichtigte Bewegung eines Muskels, die gleichzeitig mit der willkürlichen Bewegung eines anderen Muskels auftritt. Die Mitbewegung ist bedingt durch Uebergreifen der Erregung von einem motorischen Bezirk auf andere. In analoger Weise kommen durch Uebergreifen der Erregung von einem sensiblen Bezirk auf andere *Mitempfindungen* vor.

Die Assoziationsbahnen stellen ungemein vielseitige Verknüpfungen zwischen den sensorischen und motorischen Zentren her, denn man kann auf jeden beliebigen Sinnesreiz mit der Kontraktion jedes willkürlich erregbaren Muskels reagieren. Daß auf einen Sinnesreiz hin nicht alle diese Verknüpfungen immer erregt werden, ist bedingt durch Bahnungen und Hemmungen, die sich innerhalb der Großhirnrinde abspielen und die auch bei der Einübung von Assoziationen eine große Rolle spielen.

Zeitlicher Verlauf psycho-physischer Prozesse:

Reaktionszeit ist die Zeit, die vergeht vom Beginn der Einwirkung eines Sinnesreizes bis zu einer möglichst schnell darauf folgenden beabsichtigten Muskelbewegung (z. B. einer Fingerbewegung, deren Beginn zeitlich registriert wird).

Die Größe der Reaktionszeit beträgt z. B.

für optischen Reiz	0,15—0,22	Sek.
„ akustischen „	0,12—0,18	„
„ Tastreiz	0,09—0,19	„

Die Reaktionszeit ist bei Reizung von solchen sensiblen Bezirken, die große Uebung haben, z. B. Netzhautmitte, Fingerkuppe, kleiner als bei Reizung ungeübter Bezirke (Netzhautperipherie, Haut des Arms). Sie hängt überhaupt ab von dem Grade der Aufmerksamkeit und der Einübung, sowie von der psychischen Stimmung und der Beeinflussung durch andere Sinnesreize. Darauf beruhen wohl auch individuelle Verschiedenheiten.

Entsprechende individuelle Verschiedenheiten ergeben sich, wenn die

Zeit zwischen zwei verschiedenartigen Sinneseindrücken bestimmt wird, bei der diese Sinneseindrücke eben als zeitlich verschieden erkannt werden.

Bei astronomischen Beobachtungen, bei denen Zeitregistrierungen vorgenommen werden dadurch, daß die registrierende Person den Zeitpunkt des Durchtritts eines Sternes durch das Fadenkreuz des Fernrohrs nach dem Sekundenschlag einer Uhr bestimmt, sind solche individuellen Verschiedenheiten zuerst aufgefallen.

Je komplizierter die psychischen Prozesse sind, die zwischen Reizeinwirkung und Reaktion erfolgen, je größer die zur Reaktion nötigen Ueberlegungen sind, desto größer ist die Zeit vom Beginn der Sinnesreizung bis zur Reaktion.

Die Erörterung der psychischen Erscheinungen selbst (Empfinden, Denken, Wollen, Aufmerksamkeit, Gedächtnis u. s. f.) ist Aufgabe der Psychologie.

Die Unterbrechung der psychischen Funktionen durch den Schlaf beruht auf Ruhe der Großhirnrindenzellen. Wie diese Ruhe zustande kommt, ist noch nicht erklärt. Die Annahme, daß der Nachlaß der Tätigkeit der Zellen auf Ermüdung oder auf Blutleere der Hirngefäße beruhe, erklärt nicht alle Erscheinungen des Schlafes. Der Schlaf hängt auch ab von Sinneserregungen. Das Einschlafen wird begünstigt, wenn man die Sinnesreize möglichst vom Körper fern hält. Gewohnte Sinneseindrücke stören freilich nicht im Schlaf, wohl aber ungewohnte; unter Umständen wirkt sogar das Aufhören gewohnter Sinneserregungen störend. (Der Müller wird wach, wenn die Mühle stillsteht.)

Im Schlafe fallen vor allem die Großhirnfunktionen aus; aber auch die Erregbarkeit anderer Zentren des Zentralnervensystems (Reflex- und Koordinationszentren) ist herabgesetzt. Die Lider sind im Schlafe geschlossen, die Augen nach innen und oben gedreht, die Pupillen verengt, die Atmung und der Puls sind verlangsamt, die Sekretionen vermindert, die Skelettmuskeln erschlafft. Der Stoffwechsel ist im Schlafe geringer als im wachen Zustande.

Träume beruhen auf unvollständigem Schlafe. Abnorme Arten von partiellem Schlafe sind der Somnambulismus und die Hypnose.

Kapitel XX. **Periphere Nerven. Sympathicus.**

§ 1. **Rückenmarksnerven.**

Die Rückenmarksnerven verlassen das Rückenmark durch die vorderen und hinteren Wurzeln.

Die vorderen Wurzeln sind zentrifugal, die hinteren überwiegend zentripetal (Bellscher Lehrsatz); die hinteren enthalten auch Vaso-

dilatatoren, sowie vielleicht einige motorische Nerven für die Muskulatur der Baucheingeweide.

Die zu einem Muskel ziehenden Nervenfasern liegen nicht schon in einer vorderen Wurzel zusammen, sondern jeder Muskel erhält aus verschiedenen vorderen Wurzeln motorische Fasern, die sich in den Nervengeflechten (Plexus) der peripheren Nerven zusammenfinden, und erst von da zusammen in einem Nervenstamm verlaufen.

In analoger Weise erhält jeder Hautbezirk sensible Fasern aus mehreren hinteren Wurzeln.

Die Funktion der einzelnen Rückenmarksnerven ergibt sich im übrigen aus ihren anatomischen Verbindungen.

§ 2. Gehirnnerven.

I. Der **Olfactorius** ist der Riechnerv. Der Bulbus olfactorius ist als das subkortikale Zentrum des Nerven anzusehen; in ihm sind Zellen in die Bahnen eingeschaltet.

II. Der **Opticus** ist der Sehnerv. Die Sehnervenfasern treten im Tractus opticus aus dem Gehirn aus, ihre nächsten zentralen Kerne liegen im lateralen Kniehöcker, im Pulvinar Thalami optici und im vorderen Vierhügel; diese Teile sind in Verbindung einerseits durch die Gratioletsche Strahlung mit der Großhirnrinde, anderseits mit den weiter hinten gelegenen Kernen des Gehirns, besonders den Kernen der Augenmuskelnerven. Die Tractus optici gehen in das Chiasma über, wo die Fasern sich teilweise kreuzen; danach verlaufen sie als Nervi optici in das Auge. Durch die partielle Kreuzung im Chiasma ist es bedingt, daß die innere Hälfte jeder Netzhaut von Fasern innerviert wird, die von der entgegengesetzten Seite des Gehirns kommen, die äußere von Fasern aus derselben Seite. Aus jeder Fovea centralis gehen die Fasern jedoch teils zu derselben, teils zu der gekreuzten Seite der Großhirnrinde.

III. Der **Oculomotorius**, IV. **Trochlearis**, und VI. **Abducens** sind die motorischen Nerven für die äußere und innere Augenmuskulatur (ausgenommen Dilatator pupillae) und den Levator palpebrae superioris. Der Trochlearis innerviert den Obliquus superior, der Abducens den Rectus externus, der Oculomotorius alle übrigen Augenmuskeln.

V. Der **Trigeminus** enthält:

1. sensible Fasern für den ganzen Kopf mit Ausnahme des Rachens und Ohres, die vom Glossopharyngeus und Ramus auricularis vagi versorgt werden;

2. motorische für die Kaumuskeln (Temporalis, Pterygoideus internus und externus, Masseter) sowie für den Tensor veli palatini, Mylohyoideus, vorderen Bauch des Digastricus und Tensor tympani;

3. sekretorische für die Tränendrüsen;

4. Geschmacksnerven im Ramus lingualis, die aber wenigstens zum Teil dem Glossopharyngeus (siehe unten) entstammen.

Der Nervus lingualis trigemini enthält noch vasodilatatorische und sekretorische Fasern (für die Unterkiefer- und Zungenspeicheldrüse), die aber dem Facialis entstammen (siehe unten). Außerdem enthält der Trigeminus vasomotorische Nerven und sekretorische für die Schweißdrüsen des Gesichts, die aber aus dem Sympathicus stammen.

VII. Der **Facialis** enthält motorische Fasern für die ganze Gesichtsmuskulatur, den Orbicularis oculi, den Buccinator, den Stylohyoideus, den hinteren Bauch des Digastricus und für den Musculus stapedius, ferner Fasern, die durch den Nervus petrosus superficialis major und palatinus posterior zum Musculus levator veli palatini und Musculus uvulae gehen.

Ferner enthält der Facialis autonome sekretorische und vasodilatatorische Fasern, die teils durch die Chorda tympani und den Lingualis zu den Speicheldrüsen, teils durch das Ganglion sphenopalatinum zur Mundhöhlen- und Rachenschleimhaut gehen.

VIII. Der **Acusticus** enthält im Nervus cochlearis die Gehörnervenfasern, außerdem im Nervus vestibularis und in zwei kleineren Aesten Fasern, die von den Otolithenorganen und den Bogengängen des inneren Ohres (siehe Kap. XXVI) zum Gehirn ziehen und die reflektorisch die koordinierten Bewegungen des Körpers zur Erhaltung des Gleichgewichts und die Augenbewegungen beeinflussen.

IX. Der **Glossopharyngeus** enthält:

1. sensible Fasern für den hinteren Teil der Zunge, sowie für Gaumenbögen, Tonsillen, Rachen, Kehldeckel;

2. motorische für den Musculus stylopharyngeus;

3. Geschmacksnerven, von denen die für den hinteren Teil der Zunge direkt dorthin gelangen, während die für den vorderen Teil der Zunge durch den Nervus tympanicus zum Facialis, von da durch die Chorda tympani zum Lingualis gehen.

4. autonome sekretorische Fasern, die durch den Nervus tympanicus und petrosus superficialis minor zur Parotis gehen.

X. **Vagus** und XI. **Accessorius** bilden zusammen einen gemischten Nerven.

Der äußere Ast des Accessorius enthält motorische Fasern für den Musculus sternocleidomastoideus und Cucullaris. Der gemeinschaftliche Vago-Accessorius sendet Fasern:

1. Zum Zirkulationsapparat:

a) autonome herzhemmende;

b) vielleicht auch Vasokonstriktoren für das Herz;

c) sensible zum Herzen;

d) reflektorisch wirksame (Nervus depressor) zur Aorta.

2. Zum Respirationsapparat:

a) motorische für die Kehlkopfmuskulatur (im Laryngeus superior für den Cricothyreoideus, im Recurrens für die übrigen Muskeln) und autonome motorische für die Bronchialmuskeln;

b) sensible und reflektorisch wirksame für Kehlkopf (Laryngeus sup.), Trachea und Lungen.

3. Zum Verdauungsapparat:

a) motorische für die Constrictores pharyngis, den Palatoglossus, den Palatopharyngeus, autonome motorische für die Oesophagus-, Magen- und Darmbewegungen;

b) sensible und reflektorisch wirksame für den Schlund und Magen;

c) autonome sekretorische für den Magen und für die Bauchspeicheldrüse, vielleicht auch für die Darmdrüsen.

XII. Der **Hypoglossus** ist der motorische Nerv für die Zungenmuskulatur, für den Geniohyoideus, den Thyreohyoideus.

§ 3. Das autonome Nervensystem. Der Sympathicus.

Autonomes oder viszerales Nervensystem nennt man die peripheren zentrifugalen Nerven, welche auf die glatten Muskeln, den Herzmuskel und die Drüsen wirken.

Charakteristisch für jede autonome Nervenfaser ist, daß in ihren peripheren Verlauf eine Ganglienzelle eingeschaltet ist; ihre Bahn besteht also aus:

1. der aus dem Zentralnervensystem stammenden, meist markhaltigen, präganglionären Faser, welche übergeht in

2. die eingeschaltete Ganglienzelle; aus dieser entspringt

3. die postganglionäre, meist marklose Faser, die in der zu innervierenden Muskelfaser oder Drüsenzelle endigt.

Es kommt dabei oft vor, daß eine präganglionäre Faser zu mehreren postganglionären führt, weil die Endbäumchen der präganglionären Faser sich mit mehreren Ganglienzellen verbinden können.

Ueber die physiologische Bedeutung der eingeschalteten Ganglienzellen ist noch nichts Sicheres auszusagen.

Nikotin wirkt auf diese Zellen erst erregend, dann lähmend. Beim Tode verlieren die Zellen ihre Erregbarkeit früher, als die postganglionären Fasern.

Der **Nervus sympathicus** enthält autonome Nerven.

Diese erhalten ihre präganglionären Fasern aus den weißen Rami communicantes, die von den Brust- und Lendennerven abgegeben werden.

Die eingeschalteten Zellen liegen zum Teil in den Ganglien des Grenzstranges, zum Teil in dem mehr peripher gelegenen Plexus solaris und Ganglion mesentericum inferius; die zu letzteren hinziehenden Fasern (Nervi splanchnici für den Plexus solaris) sind also noch präganglionär; sie gehen im Grenzstrang nicht durch Zellen.

Die postganglionären Fasern des Sympathicus verlaufen zum Teil durch die grauen Rami communicantes wieder zu den Spinalnerven und mit diesen zur Peripherie.

Der Sympathicus enthält:

1. fast alle Vasokonstriktoren und viele Vasodilatatoren;
2. sekretorische Nerven für die Schweißdrüsen;
3. motorische Nerven für die Muskeln der Haare (Pilomotoren).

Außerdem enthält der Sympathicus:

1. im Halsteil:
   a) Nerven für die Pupillenerweiterung;
   b) sekretorische Nerven für Speichel- und Tränendrüsen;
   c) einen Teil der Herzbeschleunigungsnerven;
2. im Brust- und Bauchteil:
   a) Herzbeschleunigungsnerven (aus dem ersten Brustganglion);
   b) in den Nervi splanchnici Hemmungsnerven für die Peristaltik, sowie sekretorische für das Pankreas, und Nerven, die zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehen;
   c) im Nervus hypogastricus motorische und hemmende Fasern für einige Muskeln des Urogenitalsystems und des Mastdarmes (siehe S. 113 und 93, sowie Kap. XXVII und XXIX).

Autonome Nerven finden sich auch noch:

1. im Oculomotorius: die motorischen Fasern für den Musculus ciliaris und Sphincter iridis, die durch das Ciliarganglion gehen;
2. im Facialis: vasodilatatorische und sekretorische Fasern, die teils durch die Chorda tympani und das Ganglion submaxillare und sublinguale, teils durch den Petrosus superficialis major und das Ganglion sphenopalatinum gehen;
3. im Glossopharyngeus: vasodilatatorische und sekretorische Fasern, die durch den Nervus tympanicus und das Ganglion oticum gehen;
4. im Vagus:
   Hemmungsfasern, vielleicht auch Vasokonstriktoren für das Herz,
   motorische Fasern für die Muskeln der Bronchien, der Speiseröhre, des Magens, des Darmes,
   sekretorische Fasern für die Magendrüsen und das Pankreas.

Diese Fasern im Vagusstamme sind präganglionär; die zugehörigen Ganglien liegen in den peripheren Organen.

5. in den Sakralnerven: vasodilatatorische Fasern für den Penis, sowie motorische und hemmende Fasern für einige Muskeln des Urogenitalsystems

und des Mastdarmes; sie verlaufen durch die Nervi erigentes und den Plexus hypogastricus (siehe S. 93 und 113, sowie Kap. XXVII und XXIX).

Die nicht sympathischen autonomen Nerven eines Organs sind Antagonisten der sympathischen Nerven desselben Organs.

Im Sympathicus verlaufen auch sensible Nerven zu den Baucheingeweiden.

Kapitel XXI. **Allgemeines über die Sinnesorgane.**

Die Sinnesorgane sind die peripheren Endapparate der zentripetal leitenden Nerven, die durch innere oder äußere auf sie wirkende Reize, d. s. die Sinnesreize, erregt werden; die Erregungen werden dann durch die zentripetalen Nerven dem Zentralnervensystem zugeleitet und hier zu psychophysischen Vorgängen und Reflexen verwertet.

Adäquater Reiz eines Sinnesorganes heißt der Reiz, der das Organ gewöhnlich erregt und zu dessen Aufnahme das Organ besonders eingerichtet oder spezifisch disponiert ist.

Adäquate Reize für das Auge sind z. B. gewisse Aetherschwingungen, für das Ohr gewisse Luftschwingungen. Manche der adäquaten Reize wirken nicht direkt erregend auf die Sinnesnerven, sondern erst auf Transformatoren, die danach ihrerseits den eigentlichen Nervenreiz erzeugen.

Die Erregungen der Sinnesorgane bewirken in den Zellen der Großhirnrinde, denen sie zugeleitet werden, das Zustandekommen von **Empfindungen**, die zur Wahrnehmung der Sinnesreize verwertet werden.

Die Empfindungen werden von unserem Bewußtsein aber nicht in den Zentren der Gehirnrinde, sondern exzentrisch in die Sinnesorgane oder gar in den unseren Körper umgebenden Raum hinein lokalisiert.

Außer den Verschiedenheiten ihres Ortes und ihres zeitlichen Verhaltens (Zeitpunkt des Beginnes, Dauer) weisen die Empfindungen noch Verschiedenheiten ihrer **Intensität** und **Qualität** auf.

Als verschieden intensiv unterscheiden wir z. B. bei den Lichtempfindungen ein helles und ein dunkles Licht, bei den Schallempfindungen einen lauten und einen leisen Ton usf. Die Intensität ist unter sonst gleichen Umständen abhängig von der Reizgröße. Die kleinste noch wahrnehmbare Reizgröße heißt die Reizschwelle. Die Empfindungsintensität ist übrigens keine meßbare Größe in mathematischem Sinne.

Als qualitativ verschieden unterscheiden wir z. B. die Lichtempfindung von der Schallempfindung usw. Aber auch innerhalb des Gebietes der Lichtempfindung kommen noch qualitative Verschiedenheiten vor, nämlich die verschiedenen Farbenempfindungen, innerhalb des Gebietes der Schallempfindung die Empfindungen der verschieden hohen Töne usw.

Jeder Sinnesnerv hat eine „**spezifische Energie**“, d. h. seine Er-

regung ruft immer nur bestimmte, von der Art des Reizes unabhängige Empfindungsqualitäten hervor.

So bewirkt z. B. Erregung des Opticus nur Lichtempfindungen, einerlei, ob sie durch den adäquaten Reiz oder durch andere Reize (z. B. mechanische, elektrische) hervorgebracht wird. Ob allerdings auch die qualitativ verschiedenen Lichtempfindungen, d. s. die Farbenempfindungen, darauf beruhen, daß die verschiedenen Opticusfasern noch verschiedene spezifische Energien haben, oder aber darauf, daß bei ein und derselben Opticusfaser verschiedene Erregungsarten vorkommen, ist noch nicht bekannt.

Wodurch die spezifische Energie der einzelnen Sinnesgebiete bedingt ist, ist unbekannt. Verschiedenheiten im Bau oder in den physiologischen Erregungsvorgängen der nervösen Elemente (Fasern und Zellen), welche die Verschiedenheiten der spezifischen Energien der Sinnesgebiete erklärlich machen könnten, kennen wir nicht.

Dem adäquaten Reiz haftet nicht objektiv die Qualität der Empfindung an, die er hervorruft. Die Aetherschwingungen z. B., die aufs Auge wirkend Lichtempfindungen hervorrufen, werden zwar wohl auch Licht genannt; sie sind aber eigentlich nicht das Licht, denn Licht ist nur das Bewußtseinsphänomen, das bei Erregung gewisser Großhirnrindenbezirke auftritt.

Unterschiedsschwelle heißt der kleinste wahrnehmbare Unterschied zweier Sinnesreize; dieser Unterschied kann ein quantitativer, qualitativer, räumlicher oder zeitlicher sein.

Webers Gesetz: Die Intensitätsunterschiedsschwelle ist proportional der absoluten Größe der Reize.

Dieses Gesetz gilt allerdings nur innerhalb gewisser Grenzen der Reizstärke.

Nach Fechners psycho-physischem Gesetze sollen die Empfindungsintensitäten zu den Reizgrößen sich verhalten, wie die Logarithmen zu ihren Numeris. Dieses Gesetz beruht auf der allerdings nicht beweisbaren Annahme, daß die kleinsten wahrnehmbaren Unterschiede der Empfindungsintensitäten immer gleich groß, also unabhängig von den absoluten Empfindungsintensitäten sind.

Kapitel XXII. **Gesichtssinn.**

Adäquate Reize für das Auge sind gewisse Aetherschwingungen, Licht genannt, weil sie Lichtempfindung hervorrufen.

Damit ein Gegenstand deutlich gesehen wird, müssen von ihm Lichtstrahlen ausgehen, die durch die Lichtbrechung im Auge zu einem scharfen Bilde des Gegenstandes genau in der Zapfen- und Stäbchenschicht der Netzhaut vereinigt werden. Die Zapfen und Stäbchen der Netzhaut sind die lichtempfindlichen Elemente; sie bilden ein Mosaik von Nervenelementen, von denen jedes einzelne durch auffallende Lichtpunkte isoliert erregt werden kann. Oertlich verschiedene Objektpunkte können daher durch Erregung verschie-

dener Netzhautstellen voneinander unterscheidbare Lichtempfindungen hervorrufen und deshalb getrennt voneinander gesehen werden.

§ 1. Dioptrik (Lichtbrechung) des Auges.

Physikalische Vorbemerkungen.

1. Brechungsindex:

Die Brechung eines Lichtstrahles an der Grenze zwischen zwei Medien erfolgt so, daß das Verhältnis des Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des Brechungswinkels eine von der Natur der Medien abhängige Konstante ist, die Brechungsindex heißt. Absoluter Brechungsindex eines Mediums heißt diese Konstante für den Fall, daß der Strahl aus dem luftleeren Raume in das Medium eindringt. Der relative Brechungsindex zweier Medien ist gleich dem absoluten Brechungsindex des zweiten dividiert durch den des ersten Mediums.

2. Maß der Konvergenz eines Strahlenbündels:

Die Konvergenz eines Strahlenbündels auf einer Fläche wird gemessen durch den reziproken Wert des Abstandes der Fläche von dem Schnittpunkt der Strahlen. Der Abstand wird positiv gerechnet, wenn er im Sinne des Strahlenganges vorwärts, negativ, wenn er rückwärts von der Fläche liegt; in letzterem Falle ist die Konvergenz negativ, d. h. die Strahlen sind divergent. Reduzierte Konvergenz heißt der reziproke Wert des Abstandes multipliziert mit dem zugehörigen Brechungsindex.

3. Brechung an einer sphärischen Fläche:

Bei der Brechung an einer sphärischen Trennungsfläche zwischen zwei Medien ergibt sich, falls die Strahlen nahezu senkrecht auf die Fläche auffallen, die auf die Trennungsfläche bezogene reduzierte Konvergenz der gebrochenen Strahlen, wenn man zu der reduzierten Konvergenz der einfallenden Strahlen einen Wert addiert, den man die Brechkraft des Systems nennt. Sei n_1 der Brechungsindex des ersten, n_2 der des zweiten Mediums, r der Radius der gekrümmten Fläche, D die Brechkraft, so ist: $D = (n_2 - n_1) : r$. In dieser Formel ist r positiv zu setzen, wenn der Radius im Sinne des Strahlenganges vorwärts, negativ, wenn er rückwärts von der Fläche liegt. Das System ist ein Sammelsystem, wenn D positiv, ein Zerstreuungssystem, wenn D negativ ist.

4. Konjugierte Punkte, Knotenpunkt, Hauptpunkt:

Nach dem angegebenen Satze läßt sich der Bildabstand von der Fläche bei gegebenem Objektabstand berechnen, wenn die Brechungsindices und der Radius bekannt sind. Zwei Punkte, von denen der eine als Bildpunkt zum anderen als Objektpunkt zugehört, heißen konjugierte Punkte.

Eine vom Objektpunkt durch den Krümmungsmittelpunkt der sphärischen Fläche gezogene Gerade gibt die Richtung an, in der der zugehörige Bildpunkt liegt; sie heißt **Richtungsstrahl,** der Mittelpunkt heißt Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen oder **Knotenpunkt.** Als optische Achse nehmen wir den durch den Scheitelpunkt der Fläche gehenden Richtungsstrahl an.

Der Scheitelpunkt selbst heißt **Hauptpunkt,** eine im Scheitelpunkt auf der Achse senkrechte Ebene, soweit sie noch nicht merklich von der gekrümmten Fläche abweicht, heißt Hauptebene. Die Hauptebene stellt ein Paar in eine einzige Ebene zusammenfallender konjugierter Ebenen dar, weil ein in der Hauptebene stehendes Objekt mit seinem Bild zusammenfällt.

5. Brennpunkte und ihre Beziehungen zur Brechkraft:

Strahlen, die parallel der optischen Achse, also mit der Konvergenz 0 einfallen, gehen nach der Brechung durch den 2. Brennpunkt. Strahlen, die nach der Brechung der Achse parallel sind, gehen vor der Brechung durch den 1. Brennpunkt. Seien f_1 und f_2 die Brennweiten, d. s. die Abstände der Brennpunkte von der Fläche, so ergibt sich für die Brechkraft folgende Formel:

$$D = \frac{n_2}{f_2} = -\frac{n_1}{f_1}.$$

In dieser Formel erklärt sich das negative Vorzeichen des letzten Ausdrucks daraus, daß f_1 eine negative Größe ist, wenn f_2 positiv ist, und eine positive Größe, wenn f_2 negativ ist. Die Brechkraft kann nach dieser Formel auch definiert werden als die mit entsprechendem Vorzeichen zu versehende reduzierte Konvergenz der durch einen Brennpunkt gehenden Strahlen.

Einheit der Brechkraft ist die **Dioptrie**, d. i. die Brechkraft eines Systems, das in einem Medium vom Brechungsindex 1 eine Brennweite von 1 m hat.

Ferner ergibt sich, daß die algebraische Summe der beiden Brennweiten gleich dem Radius der Fläche ist.

Ist einer der Brennpunkte, z. B. der 2., bekannt, so ist in folgender Weise der zu einem Objektpunkt gehörige Bildpunkt zu finden: man zieht von dem Objektpunkt aus den Richtungsstrahl, sowie eine Gerade parallel zur optischen Achse bis zur Fläche, und von dem Schnittpunkt der Geraden mit der Fläche zieht man eine Gerade durch den 2. Brennpunkt; wo die letztere sich mit dem zugehörigen Richtungsstrahl schneidet, ist der Bildpunkt. Durch Aufsuchen der Bildpunkte zu den Punkten eines Gegenstandes läßt sich in dieser Art das Bild des Gegenstandes konstruieren.

6. Objekt- und Bildgröße:

Die Bildgröße verhält sich zur Objektgröße, wie die reduzierte Konvergenz der einfallenden zu der der gebrochenen Strahlen. Der Wert der Bildgröße wird negativ, wenn das Bild ein umgekehrtes ist. Objekt und Bild sind gleich groß und gleich gerichtet, wenn sie in der Hauptebene stehen.

7. System von mehreren Flächen. Reduziertes System.

Ein optisches System von mehreren sphärischen Flächen zwischen verschiedenen Medien heißt zentriert, wenn die Mittelpunkte sämtlicher Flächen auf einer Geraden liegen; diese Gerade dient als optische Achse.

Zur Berechnung der Wirkung eines solchen Systems setzt man die Wirkung der einzelnen Flächen nacheinander in Rechnung.

Es läßt sich aber zeigen, daß man zur Vereinfachung der Rechnungen ein System von mehreren Flächen hinsichtlich seiner brechenden Wirkung auch ersetzt denken kann durch ein einfaches, bei dem aber die der einen Hauptebene eines einfachsten Systems zukommenden optischen Merkmale auf zwei Hauptebenen verteilt sind derart, daß ein in der 1. Hauptebene stehendes Objekt ein gleich großes und gleich gerichtetes Bild in der 2. Hauptebene hat. Es sind dann alle Objektabstände vom 1. Hauptpunkt ab, alle Bildabstände vom 2. Hauptpunkt ab zu rechnen; als Brechungsindices werden die des ersten und letzten Mediums in Rechnung gesetzt, und unter Berücksichtigung dieser Besonderheiten läßt sich nun die Rechnung so durchführen, wie bei einem einfachsten System.

Entsprechend den beiden Hauptpunkten gibt es dann auch zwei Knotenpunkte, die durch folgendes charakterisiert sind: Ein in der Richtung auf den 1. Knotenpunkt hin einfallender Strahl geht nach der

Brechung durch den 2. Knotenpunkt seiner früheren Richtung parallel. Der Abstand des 1. Knotenpunktes vom 1. Hauptpunkt und der diesem gleiche Abstand des 2. Knotenpunktes vom 2. Hauptpunkt sind in optischer Hinsicht gleichwertig dem Radius eines einfachsten Systems.

Die Berechnung eines für die Vereinfachung der optischen Rechnungen derart vereinfacht gedachten oder **reduzierten Systems** geschieht so, daß diejenigen beiden konjugierten Ebenen aufgesucht werden, in welchen das Objekt und das nach der Brechung entstandene Bild gleich groß und gleich gerichtet sind. Die Schnittpunkte dieser Ebenen mit der optischen Achse sind die Hauptpunkte. Der Abstand des ersten Hauptpunktes von dem ersten Brennpunkt und der des zweiten Hauptpunktes von dem zweiten Brennpunkt sind die in Rechnung zu setzenden Brennweiten. Trägt man dann noch die algebraische Summe der beiden Brennweiten (deren Vorzeichen ja immer entgegengesetzt sind), in der dem Vorzeichen der Summe entsprechenden Richtung von dem 1. resp. 2. Hauptpunkte aus auf der optischen Achse ab, so erhält man den 1. resp. 2. Knotenpunkt.

Haupt-, Knoten- und Brennpunkte zusammen heißen die Kardinalpunkte des Systems; sie dienen zur einfachen Berechnung oder Konstruktion der Lage und der Größe des Bildes zu einem gegebenen Objekte.

I. Das dioptrische System des normalen ruhenden Auges.

Das dioptrische System des Auges ist ein Sammelsystem von drei annähernd zentrierten sphärischen Trennungsflächen zwischen vier Medien. Die Medien sind: Luft, Kammerwasser, Linse, Glaskörper. Die Trennungsflächen sind: Vordere Hornhautfläche, vordere Linsenfläche, hintere Linsenfläche. Die optische Achse wird Augenachse genannt.

Die hintere Hornhautfläche kann bei dieser Betrachtung unberücksichtigt bleiben, weil sie parallel der vorderen liegt, und weil das Brechungsvermögen der Hornhaut nahezu gleich dem des Kammerwassers ist.

Der Brechungsindex des Kammerwassers und der des Glaskörpers beträgt ungefähr 1,34, der der Linse 1,43.

Der Radius der Hornhautfläche beträgt ungefähr 8 mm, der der vorderen Linsenfläche 10 mm, der der hinteren Linsenfläche 6 mm.

Der Abstand des Hornhautscheitels vom vorderen Linsenscheitel beträgt 3,6 mm, die Linsendicke 3,6 mm. Die Netzhaut liegt 15 mm hinter der hinteren Linsenfläche.

Aus diesen Größen läßt sich die dioptrische Wirkung des Systems und die Lage der Bilder zur Netzhaut berechnen.

Die Brechungsindices sind nur an Leichenaugen, die Radien und Abstände der Flächen auch beim lebenden Menschen bestimmbar.

Die Linse ist zusammengesetzt aus Schichten, die verschiedenen Brechungsindex haben; der Brechungsindex nimmt von der äußersten Schicht nach dem Linsenkern hin zu. Infolge dieser Schichtung und der starken Krümmung des Linsenkerns ist die Brechkraft der ganzen Linse größer, als es der Fall sein würde, wenn die Linsensubstanz überall den Brechungsindex des Linsenkernes hätte.

Die Radien werden berechnet aus der Größe der Spiegelbilder, die von bekannten Objekten durch Spiegelung an den Flächen entstehen. Zur

genauen Messung der Größe der Spiegelbilder dient ein von Helmholtz erfundener Apparat, das Ophthalmometer.

Die Berechnung der Kardinalpunkte eines reduzierten Systems von derselben brechenden Wirkung, wie das System des Auges, ergibt, daß die beiden Hauptpunkte nur 0,4 mm voneinander entfernt sind; sie liegen einander so nahe, daß man, ohne einen erheblichen Fehler zu begehen, sie als in einem Punkt zusammenfallend ansehen kann; dieser Punkt liegt 2,2 mm hinter dem Hornhautscheitel. Dementsprechend fallen auch die beiden Knotenpunkte in einem Punkt zusammen, der 7,2 mm hinter dem Hornhautscheitel liegt. Der erste Brennpunkt liegt 12,8 mm vor, der zweite 22,2 mm hinter dem Hornhautscheitel. Oder mit anderen Worten:

Dieselbe brechende Wirkung, welche das komplizierte dioptrische System des Auges hat, würde auch erreicht durch ein einfacheres System, in dem die Linse fehlte und ersetzt wäre durch Glaskörper, und in dem der durch das Fehlen der Linse bedingte Ausfall an Brechkraft kompensiert wäre durch stärkere Krümmung und andere Lage der Hornhaut. Der Radius der brechenden Fläche dieses **reduzierten Auges** würde 5 mm betragen, ihr **Knotenpunkt** würde etwa da liegen, wo beim wirklichen Auge der hintere Linsenscheitel liegt; die erste Brennweite des reduzierten Auges würde 15 mm vor, die zweite 20 mm hinter der Fläche liegen. Die Brechkraft des reduzierten Auges beträgt etwa 67 Dioptrien.

Mit Hilfe des reduzierten Auges läßt sich der Strahlengang im Auge in einfachster Weise berechnen und konstruieren; die von einem Objektpunkt durch den Knotenpunkt des reduzierten Auges gezogene Gerade trifft auf die Netzhautstelle, auf die das zugehörige Bild fällt.

Die zweite Brennebene des Auges fällt genau in die Zapfen- und Stäbchenschicht der Netzhaut. Scharfe Bilder von unendlich weit entfernten Objektpunkten, deren Strahlen parallel auf die Hornhaut auffallen, entstehen also in der Netzhaut. Das normale ruhende Auge kann daher unendlich weit entfernte Objekte deutlich sehen.

II. Die Accommodation.

Ein naher Objektpunkt hat seinen Bildpunkt hinter der Netzhaut des ruhenden Auges; von ihm entsteht in der Netzhaut kein Bildpunkt, sondern ein beleuchteter Kreis, ein Zerstreuungskreis, weil die Strahlen sich hier noch nicht vereinigt haben. Da Zerstreuungskreise benachbarter Objektpunkte sich teilweise überdecken, so ist das Bild naher Objekte in der Netzhaut nicht scharf. Daher kann das ruhende Auge nahe Objekte nicht deutlich sehen.

Um auch von nahen Objekten scharfe Bilder in der Netzhaut zu erhalten, verstärkt das Auge seine Brechkraft durch stärkere Krümmung der Linsenflächen. Dieser Vorgang heißt **Accommodation.**

Beim Menschen zwischen dem 20. und 30. Lebensjahre beträgt der Radius der vorderen Linsenfläche im Zustande stärkster Accom-

modation 6 mm, der der hinteren 5,5 mm; der vordere Linsenscheitel ist etwas nach vorn gerückt, der hintere an seiner Stelle geblieben. Für diesen Zustand ist auch ein reduziertes Auge zu berechnen; der Radius der sphärischen Trennungsfläche desselben beträgt 4,5 mm, ihr Mittelpunkt liegt 6,8 mm hinter dem Hornhautscheitel des nicht reduzierten Auges. Die Brechkraft dieses reduzierten accommodierten Auges beträgt etwa 75 Dioptrien. In diesem Zustande entstehen in der Netzhaut scharfe Bilder von Objekten, die in 0,12 m Entfernung vor dem Hornhautscheitel stehen.

Purkinje-Sansonsche Spiegelbilder: Die Aenderung der Linsenkrümmung äußert sich in der Veränderung der Größe und Lage der Bilder, die durch Spiegelung an den Flächen entstehen. Von einem Kerzenlicht, das man zur Seite eines Auges aufstellt, sieht man, wenn man von der anderen Seite her in das Auge blickt, drei Spiegelbilder (Fig. 20 F): 1. das Hornhautbild, aufrecht, hell; 2. das vordere Linsenbild neben und etwas hinter dem ersten, aufrecht, größer und lichtschwächer als das erste; 3. das kleine und umgekehrte hintere Linsenbild. Beim Sehen in die Nähe werden 2 und 3 kleiner, und 2 rückt näher an 1 (Fig. 20N), was durch die stärkere Krümmung der Linsenflächen und das Vorrücken des vorderen Linsenscheitels bedingt ist.



Fig. 20.

Scheiners Versuch. Blickt man mit einem Auge durch zwei dicht nebeneinander stehende Löcher in einem Karton in der Richtung nach einem nahen leuchtenden Punkt, jedoch zunächst an dem Punkt vorbei in die Ferne, so sieht man den leuchtenden Punkt doppelt, fixiert man aber den leuchtenden Punkt, so sieht man ihn einfach. Von den Strahlen des Punktes gehen durch die Löcher zwei dünne Strahlenbündel ins Auge, die sich beim accommodierten Auge zu einem Bildpunkt in der Netzhaut vereinigen, beim nicht accommodierten Auge aber zwei verschiedene Netzhautstellen beleuchten, weil dann der zugehörige Bildpunkt hinter der Netzhaut liegt.

Mechanismus der Accommodation. (Vgl. Fig. 21.) Die Linse L ist eingeschlossen in die Linsenkapsel. Die Kapsel geht am Linsenrande über in die Zonula Zinnii Z Z und $Z_1 Z_1$, das sind Faserzüge,

die vom Linsenrande zur Hinterseite der Ciliarfortsätze gehen. Die Aderhaut ist in der Norm etwas gedehnt und gespannt, und sie überträgt ihre Spannung auch auf die Zonula und die Linsenkapsel; dadurch wird die Linse in der Richtung von vorne nach hinten zusammengedrückt und abgeflacht. Das ist der Zustand der Linse im ruhenden Auge (Fig. 21 F).

Die Fasern des Accommodationsmuskels m (Musculus ciliaris oder tensor chorioideae) gehen im Ciliarkörper teils von den Insertionsstellen der Zonula nach vorne zum Hornhautrande (Brückescher Muskel), teils sind sie im hinteren inneren Winkel des Ciliarkörpers zirkulär gerichtet (Müllerscher Muskel). Durch Kontraktion des Muskels werden die Insertionsstellen der Zonula am Ciliarkörper nach vorne und innen (zur Augenachse hin) gezogen, dadurch werden Zonula und Linsenkapsel entspannt, die Linse dehnt sich dann infolge ihrer Elastizität in der Richtung von hinten nach vorne aus, ihre Krümmung wird stärker (Fig. 21 N).

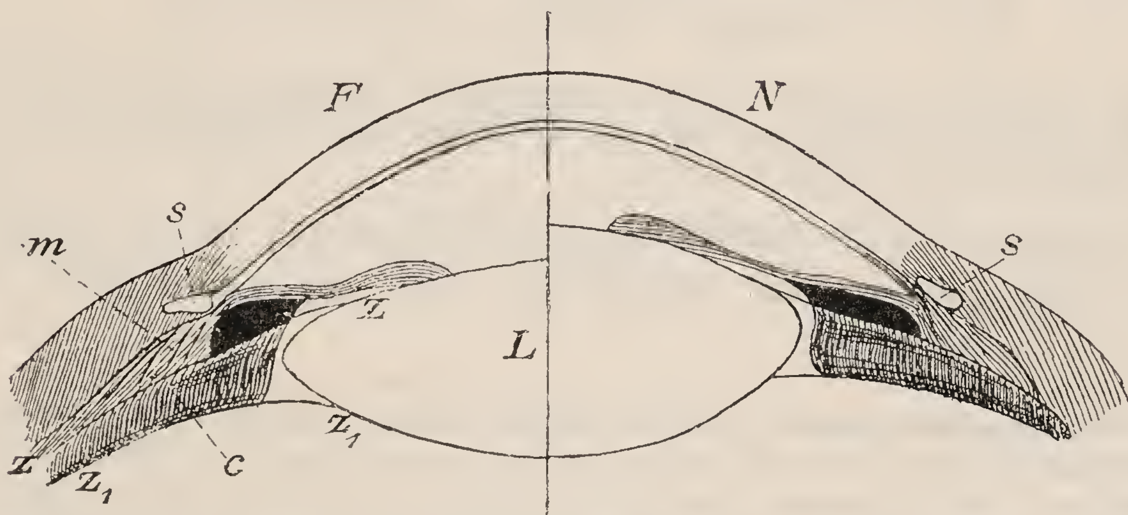


Fig. 21. Gestaltveränderung der Linse bei der Accommodation nach Helmholtz. F: Ferneinstellung. N: Naheinstellung. m: Musc. ciliaris. Z Z, $Z_1 Z_1$: Zonula Zinnii. c: Ciliarfortsatz. L: Linse.

Bei der Accommodation rücken dementsprechend der vordere Linsenscheitel und die Ciliarfortsätze nach vorne. Bei angestrengter Accommodation kann die Zonula Zinnii so sehr entspannt werden, daß die Linse schlottert. Der intraokulare Druck, der im Glaskörper und in der vorderen Kammer gleich ist, ändert sich nicht bei Accommodation.

Der Accommodationsmuskel enthält glatte Muskelfasern; er wird innerviert von autonomen Oculomotoriusfasern, die in Zellen des Ganglion ciliare eintreten und von da durch die Nervi ciliares breves zum Auge gelangen.

Die Accommodationsmuskeln werden beiderseits immer gleichzeitig und gleich stark erregt. Gleichzeitig mit ihnen werden immer erregt der Musculus rectus internus und der Sphincter iridis beider-

seits, so daß die Accommodation von Konvergenz der Augenachsen und von Pupillenverengerung begleitet ist.

Maß der Accommodation. Der Punkt, den das ruhende Auge deutlich sieht, heißt Fernpunkt; der Punkt, den das möglichst stark accommodierte Auge deutlich sieht, heißt Nahepunkt. Die aus dem Nahepunkt kommenden Strahlen werden also vom accommodierten Auge gerade so stark konvergent gemacht, wie die aus dem Fernpunkt kommenden Strahlen vom nicht accommodierten Auge. Da aber die Nahepunktstrahlen weniger konvergent einfallen, als die Fernpunktstrahlen, so erhält das Auge durch die Accommodation einen Zuwachs an Brechkraft, der gleich dem Unterschiede der Konvergenzwerte der Fernpunkt- und der Nahepunktstrahlen ist.

Beim normalen jugendlichen Auge, im 20. bis 30. Lebensjahre, dessen Nahepunkt 0,12 m, dessen Fernpunkt unendlich weit entfernt von der Hornhaut ist, beträgt mithin der accommodative Zuwachs an Brechkraft oder die **Accommodationskraft:**

$$\left(\frac{1}{\infty} - \frac{1}{-0{,}12}\right) \text{ Dioptrien} = 8{,}3 \text{ Dioptrien.}$$

Die zwischen Fernpunkt und Nahepunkt gelegene Strecke, die also alle die Punkte umfaßt, auf welche das Auge sich einstellen kann, heißt Accommodationsgebiet.

Im Alter wird die Entfernung des Nahepunktes vom Auge größer, die Accommodationskraft nimmt ab, weil die Linse starr wird (Presbyopie).

Refraktionsanomalien (Kurzsichtigkeit oder Myopie, Uebersichtigkeit oder Hypermetropie) beruhen meist auf abnormer Lage der Netzhaut. Bei **Myopie** liegt die Netzhaut weiter hinten als normal, parallel einfallende Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut; damit sie sich in der Netzhaut vereinigen, muß die hierfür zu große Brechkraft des Auges korrigiert werden durch eine vorgesetzte Zerstreuungslinse. Bei **Hypermetropie** liegt die Netzhaut weiter vorn, als normal; parallel einfallende Strahlen vereinigen sich hinter der Netzhaut; damit sie sich bei ruhendem Auge in der Netzhaut vereinigen, muß die hierfür zu kleine Brechkraft des Auges korrigiert werden durch eine vorgesetzte Sammellinse. **Emmetrop** wird das normale Auge genannt, bei dem in Ruhe der zweite Brennpunkt in der Netzhaut liegt.

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates.

1. **Sphärische Aberration.** Die auf eine sphärische Trennungsfläche schräg auffallenden Randstrahlen eines Strahlenbündels werden stärker konvergent gemacht als die nahezu senkrecht einfallenden zentralen, so daß die Strahlen des Bündels sich nicht genau in einem Punkte vereinigen. Beim Auge ist die sphärische Aberration eingeschränkt, weil die Randstrahlen durch die Iris abgeblendet werden.

2. **Chromatische Aberration.** Die verschiedenen Spektrallichter werden verschieden stark gebrochen, Violett stärker als Rot, daher vereinigen sich

die violetten Strahlen früher zum Bilde als die roten. Beim Sehen stört dies gewöhnlich nicht, kann aber beobachtet werden, wenn man gerade die Hälfte der Pupille eines Auges durch einen Schirm bedeckt und nun mit dem Auge ein weißes Objekt ansieht; man bemerkt dann am Rande des Objekts wegen der chromatischen Aberration farbige Streifen.

3. **Astigmatismus.**

a) Astigmatismus bedingt durch nicht genau sphärische Krümmung der Flächen: Die Krümmung der Trennungsflächen kann in verschiedenen Meridianen verschieden stark sein, so daß die in einem Meridian einfallenden Strahlen eines Strahlenbündels anders gebrochen werden und sich daher an anderer Stelle vereinigen, als die in einem anderen Meridian einfallenden. Steht der Meridian mit der stärksten Krümmung senkrecht zu dem Meridian mit der schwächsten Krümmung, so bildet der Querschnitt eines Bündels parallel einfallender Strahlen nach der Brechung an zwei Stellen Brennlinien, von denen die der Trennungsfläche näher stehende in der Richtung des Meridians der schwächsten Krümmung, die andere in der Richtung des Meridians der stärksten Krümmung steht. In geringem Maße ist das normale Auge astigmatisch; meist ist hier im senkrechten Meridian die Krümmung der Hornhaut am stärksten. Infolge des Astigmatismus sieht man von einer Anzahl schwarzer Linien, die auf weißem Papier so gezogen sind, daß sie sich alle in einem Punkte schneiden, nur immer eine scharf, die anderen, besonders die auf der scharf gesehenen senkrechte, weniger scharf. Hochgradiger Astigmatismus bedingt Sehstörungen, die korrigiert werden dadurch, daß man ein Glas mit zylindrischer Krümmung vor das Auge setzt.

Die auf sphärischer und chromatischer Aberration, sowie auf Astigmatismus beruhenden Unvollkommenheiten des Auges bewirken, daß ein Objektpunkt nicht punktförmig, sondern in Form einer kleinen Lichtfläche abgebildet wird. Für die Lichtwahrnehmung kommt jedoch nur ein sehr kleiner Teil dieser Lichtfläche in Betracht, weil das Licht nur in der Mitte dieser Fläche sehr intensiv, in den Randteilen aber sehr schwach ist.

b) Astigmatismus bedingt durch schiefen Einfall des Strahlenbündels: Die bisher erörterten Gesetze gelten nur für Strahlenbündel, die nahezu parallel der optischen Achse einfallen. Strahlen von einem weiter seitlich gelegenen Objektpunkte sammeln sich nicht genau in einem Bildpunkt, sondern sind nur an zwei Stellen hintereinander konzentriert auf zwei nahezu linienförmige Querschnitte.

Die kleinsten Querschnitte der schief einfallenden Strahlenbündel, die von seitlich gelegenen unendlich weit entfernten Objektpunkten kommen, liegen in einer gekrümmten Fläche, die nahezu übereinstimmt mit der gekrümmten Netzhautfläche. Daher entstehen von seitlich gelegenen Objekten noch leidlich genaue Bilder auf den Seitenteilen der Netzhaut. Der Grad der **Periskopie**, d. i. der Winkelbereich des brauchbaren Gesichtsfeldes, ist daher beim Auge sehr groß. (Das gilt aber nur für das nicht reduzierte Auge; beim reduzierten Auge fällt die krumme Fläche nicht mit der Netzhaut zusammen.)

4. **Entoptische Erscheinungen.** Trübungen der brechenden Medien, die nicht nur in kranken, sondern auch in gesunden Augen vorkommen (Zellen und Fasern des Linsen- und Glaskörpergewebes, Auflagerungen von Staub oder Schleimflocken auf der Hornhaut), verhindern den Durchtritt des Lichtes und können unter Umständen Schatten auf die Netzhaut werfen, die man als Trübungen im hellen Gesichtsfelde sieht. Man kann sie besonders gut sehen, wenn man in den ersten Brennpunkt eine Lichtquelle stellt, deren Lichtstrahlen parallel durch den Glaskörper gehen. Bei Bewegungen der

Augen bewegt sich der scheinbare Ort der Trübungen mit: Mouches volantes. Hierher gehört auch der Schatten, den die Netzhautgefäße werfen (siehe S. 211). Auch die Bewegung der Blutkörperchen in den Kapillaren der Netzhaut ist unter Umständen entoptisch zu sehen in Form bewegter Punkte.

III. Die dioptrische Bedeutung der Iris.

Die Iris hat zwei Muskeln mit glatten Muskelfasern:

1. Sphincter pupillae, einen Ringmuskel, dessen Kontraktion die Pupille verengt. Er ist innerviert von autonomen Oculomotoriusfasern, die zunächst in Zellen des Ganglion ciliare endigen; von da gehen sie in den kurzen Ciliarnerven zum Sphinkter.

2. Dilatator pupillae, radiär gestellte Fasern, deren Kontraktion die Pupille erweitert. Er ist innerviert von Sympathicusfasern, die, ohne das Ganglion ciliare zu durchsetzen, durch die langen Ciliarnerven ins Auge gehen.

Beide Muskeln sind von ihren Innervationszentren aus tonisch erregt. Durchschneiden des Oculomotorius bewirkt Erweiterung, Durchschneiden des Sympathicus Verengerung der Pupille.

Der Tonus des Sphinkter ist wesentlich reflektorischer Natur, denn nach Durchschneiden des Opticus tritt auch Pupillenerweiterung ein.

Die wegen ihres Pigmentgehaltes undurchsichtige Iris dient:

1. Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, wodurch die sphärische Aberration beschränkt, mithin das Bild auf der Netzhaut verschärft wird (siehe S. 206).

Zur Verschärfung der Bilder trägt die Verengerung der Pupille auch noch insofern bei, als die Zerstreuungskreise von Objektpunkten, auf die das Auge nicht genau accommodiert ist, bei engerer Pupille kleiner werden.

2. Zur Regulation des Lichteinfalls ins Auge. Die Pupille wird um so enger, je mehr Licht ins Auge fällt. Die Verengerung der Pupillen erfolgt reflektorisch. Zentripetale Nerven für diesen Reflex sind diejenigen Fasern des Nervus opticus, die zu den vorderen Vierhügeln gehen. Durch die reflektorische Pupillenverengerung wird zu starke Belichtung der Netzhaut verhindert, weil um so weniger Licht ins Auge gelangen kann, je enger die Pupille ist.

Beide Pupillen sind in der Norm gleich weit; die Veränderung der Pupillenweite erfolgt beiderseits, selbst wenn die Belichtung nur eines Auges geändert wird: konsensueller Pupillarreflex.

Pupillenverengerung erfolgt ferner gleichzeitig mit Accommodation und Konvergenzbewegung beider Augen.

Ueber die Lage der Innervationszentren für die Irismuskeln siehe S. 181 und 188.

Die Pupillenweite hängt auch von Psychoreflexen ab. Auf die Pupille wirken ferner:

1. verengernd: Schlaf, Gifte (Physostigmin, Morphin);
2. erweiternd: Reizung mancher sensiblen Nerven, Muskelanstrengung, Dyspnoë, Gifte (Atropin, Kokain).

Auch die Nervenendigungen im Accommodationsmuskel werden durch Physostigmin erregt, durch Atropin gelähmt.

IV. Der Augenspiegel.

Wegen der Undurchsichtigkeit der Chorioidea und Iris kann von der Seite her Licht nicht in das Auge fallen, sondern nur von vorne. Das Auge ist eine Camera obscura. Infolge der Brechung im Auge geht das ins Auge gelangende Licht, wenn es von der Netzhaut reflektiert wird, wieder in der Richtung nach der Lichtquelle zurück. Wir sehen deshalb ohne besondere Hilfsmittel den Augenhintergrund unserer Mitmenschen nicht erleuchtet, weil unsere eigenen Augen kein Licht ausstrahlen, das jene Augen erleuchten könnte.

Stellt man aber zwischen zwei Augen A und B (Fig. 22) einen Spiegel SS, in dessen Mitte ein Loch ist, so auf, daß er Lichtstrahlen, die von einer seitlich aufgestellten Flamme L kommen, ins Auge B wirft, so wird ein Teil der Strahlen, die vom Augenhintergrund des Auges B reflektiert werden, nach dem Austritt aus B durch das Loch im Spiegel zum Auge A gelangen können. Das

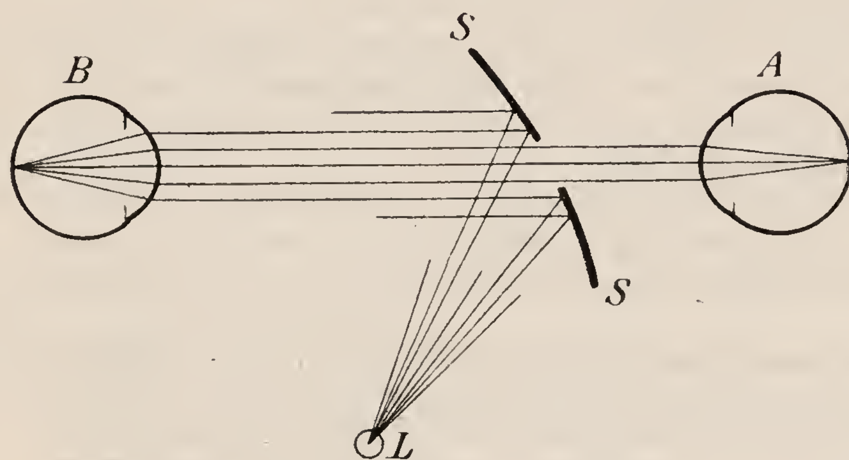


Fig. 22.

Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B erleuchtet. Sind beide Augen emmetrop und in Ruhe, so treten die von einem Punkte des Auges B reflektierten Strahlen parallel aus, und das Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B aufrecht und vergrößert (siehe die Figur). Wenn aber B accommodiert hat oder myop ist, so gehen die Strahlen aus B konvergent heraus; in diesem Falle kann doch die Beobachtung im aufrechten Bilde vorgenommen werden dadurch, daß zwischen A und B eine Zerstreuungslinse aufge-

stellt wird, die die Strahlen in A parallel oder divergent eintreten läßt. Stellt man zwischen B und S S eine Sammellinse von hinreichender Stärke auf, so vereinigen sich die reflektierten Strahlen an einer Stelle zwischen S S und dieser Linse zu einem umgekehrten reellen Bilde des Augenhintergrundes von B, das vom Auge A beobachtet werden kann: Beobachtung im umgekehrten Bilde.

Beim Albino gelangt durch die pigmentlose durchscheinende Iris und Chorioidea diffuses Licht ins Auge, das den Augenhintergrund erleuchtet erscheinen läßt. Verhindert man den Eintritt des diffusen Lichtes durch ein dicht vors Auge gesetztes Diaphragma, so sieht auch hier der Augenhintergrund schwarz aus.

§ 2. Netzhauterregung, Lichtempfindung.

Die lichtempfindlichen Apparate der Netzhaut sind die **Zapfen** und **Stäbchen.** Von ihnen aus wird die Erregung durch die weiteren nervösen Teile der Netzhaut auf die Opticusfasern und durch diese ins Gehirn geleitet.

Die nervösen Teile der Netzhaut, die in ein bindegewebiges Stützgerüst eingelagert sind, bestehen aus drei hintereinander geschalteten Nervenzellschichten (siehe Fig. 23):

1. Die Neuroepithelzellen, d. s. die Stäbchen (s) und Zapfen (z) mit ihren kernhaltigen Teilen (Stäbchen- und Zapfenkörner, s_1 und z_1), die durch Fortsätze verbunden sind mit den äußeren Fortsätzen der
2. Bipolarzellen (b). Die inneren Fortsätze der Bipolarzellen verbinden sich mit den Protoplasmafortsätzen der
3. Ganglienzellen (g), deren Achsenzylinderfortsätze die Opticusfasern sind.

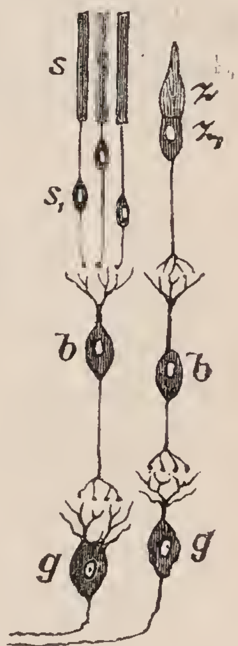


Fig. 23. Schema der nervösen Teile der Netzhaut.

Außerdem sind in der Netzhaut noch andere Nervenzellen, sowie auch zentrifugale Nervenfasern gefunden worden, deren physiologische Bedeutung aber noch nicht sicher erkannt ist.

Die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen liegen in der (vom Augapfelzentrum aus betrachtet) äußersten Netzhautschicht, außerhalb der Membrana limitans externa; um zu ihnen zu gelangen, muß das vom Glaskörper herkommende Licht erst alle anderen Netzhautschichten durchsetzen.

In der Macula lutea enthält die äußerste Netzhautschicht nur Zapfen, in den übrigen Teilen Stäbchen und Zapfen gemischt. In der Mitte der Macula lutea, d. i. in der Fovea centralis, sind die Zapfen 2—2,5 μ dick, in der Peripherie 6—7 μ. Die Stäbchen sind etwa 2 μ dick. Jedes Stäbchen und jeder Zapfen besteht aus einem Innengliede und einem Außengliede. Das Innenglied enthält an seinem äußeren Ende einen ellipsoïden Körper.

Außen von der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt eine Schicht von Pigmentepithelzellen mit feinen Protoplasmafortsätzen, die zwischen den Stäbchen und Zapfen liegen.

Die Gefäßschattenfigur liefert den Beweis, daß die Zapfen und Stäbchen die lichtempfindlichen Elemente der Netzhaut enthalten. Man stelle in einem Dunkelzimmer seitlich von einem Auge (bei a Fig. 24) ein Licht auf (das andere Auge wird geschlossen). Das Licht beleuchtet die

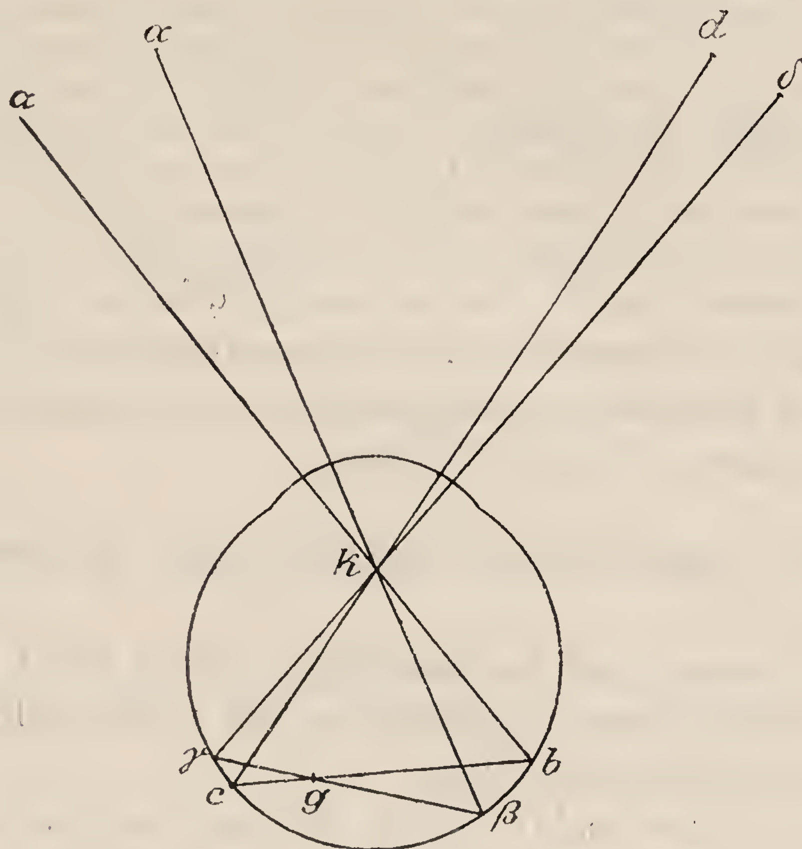


Fig. 24.

Netzhautstelle b, die man findet, wenn man von a durch den Knotenpunkt k eine Gerade bis zur Netzhaut zieht. Von b gehen reflektierte Strahlen aus, die noch andere Netzhautteile beleuchten. Die dadurch entstandenen Lichtempfindungen projizieren wir außerhalb unseres Auges; wir sehen das Gesichtsfeld daher schwach erleuchtet. Einer der von b reflektierten Strahlen trifft nun auf das Netzhautgefäß g; deshalb bleibt die Netzhautstelle c unbeleuchtet, und wir sehen in der Richtung c d (d. i. in der Richtung von c durch den Knotenpunkt) eine dunkle Stelle im Gesichtsfeld. Die Schatten, die so von den sämtlichen Netzhautgefäßen auf der lichtempfindlichen Schicht entworfen werden, sind wahrzunehmen als schwarze verästelte Linien im Gesichtsfelde. Verschiebt man das Licht

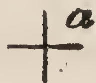




Fig. 25.

von a nach α, so verschiebt sich auch der scheinbare Ort des Gefäßschattens von d nach δ, wie die Konstruktion der Figur zeigt. Aus der Größe beider Verschiebungen läßt sich berechnen, wie weit g von c entfernt ist; es ergibt sich, daß die Entfernung dem Abstand der gefäßhaltigen Nervenfaserschicht von der Stäbchen- und Zapfenschicht entspricht.

Das zum deutlichen Sehen nötige scharfe Bild hat seinen Ort in den Stäbchen- und Zapfeninnengliedern nahe der Membrana limitans externa. Von diesem Orte aus wird das Licht, das in ein Stäbchen oder einen Zapfen gelangt ist, durch Lichtbrechung in den Stäbchen- und Zapfenellipsoïden in das Außenglied weiter gelenkt.

Die Eintrittstelle des Nervus opticus ist nicht lichtempfindlich, weil hier die Stäbchen und Zapfen fehlen. Beim Sehen wird der Mangel an Lichtempfindungen an der entsprechenden Stelle des Gesichtsfeldes ersetzt durch Vorstellungen von Objekten. Wenn man bei geschlossenem linken Auge mit dem rechten das Kreuz a (Fig. 25) fixiert und das Buch etwa 25 cm vom Auge entfernt hält, dann wird der schwarze Kreis unsichtbar, weil sein Bild auf den Opticuseintritt, d. i. der blinde Fleck, fällt.

Man vermutet, daß in den lichtempfindlichen Apparaten durch Licht zersetzbare Substanzen, die sogenannten Sehstoffe liegen, deren Zersetzung den Erregungsprozeß auslöst; diese Sehstoffe dienen also als Transformatoren für den Lichtreiz.

I. Objektiv nachweisbare Veränderungen der Netzhaut durch Licht.

In der Netzhaut sind Veränderungen durch Licht nachgewiesen worden, deren Beziehung zur Erregung der Lichtempfindung freilich noch nicht völlig klargestellt ist.

Sehpurpur (Rhodopsin) ist ein in den Stäbchenaußengliedern vorkommender roter Farbstoff, der durch Licht entfärbt wird, aber im Dunkeln wieder entsteht, sogar in ausgeschnittenen Augen (beim Kaninchen in $^1/_2$ Stunde, beim Frosch in 1—2 Stunden). Die Regeneration erfolgt vom Pigmentepithel aus. Der Sehpurpur kann nicht der einzige Sehstoff sein, denn er fehlt in den Zapfen, also auch in der Macula lutea, d. i. die Stelle des direkten Sehens (siehe S. 218).

Der Sehpurpur kann durch eine wässerige Lösung von gallensauren Salzen aus der frischen Netzhaut extrahiert werden. Es muß das bei rotem Licht oder bei Natriumlicht geschehen, weil auch der extrahierte Sehpurpur durch Tageslicht gebleicht wird, nicht aber durch rotes oder gelbes Licht. Die Zusammensetzung des Sehpurpurs ist nicht bekannt.

Bei Fröschen sammelt sich das Pigment der Epithelschicht im Dunkeln in den Zellkörpern an, bei Belichtung rückt es längs der Fortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen. Diese Pigmentwanderung erfolgt freilich auch in einem Auge schon dann, wenn nur das andere Auge oder gar nur eine Hautstelle belichtet wird; sie wird in diesem Falle wohl durch zentrifugale Opticusfasern vermittelt.

Das Pigment hat keine direkte Beziehung zum Zustandekommen der Lichtempfindung, denn pigmentfreie Individuen (Albinos) können doch sehen.

Bei Fröschen und Fischen verkürzen und verdicken sich die Innenglieder der Zapfen nach Belichtung.

An belichteten Netzhäuten hat man gewisse elektrische Erscheinungen beobachtet, die in Zusammenhang mit der Erregung stehen, deren Ursache und Bedeutung aber noch unbekannt ist.

Die Netzhautelemente, besonders die Zapfenkörner, sollen nach Belichtung schwächer färbbar mit sauren Farbstoffen sein als ohne Belichtung.

II. Lichtempfindung.

A. Intensität der Lichtempfindung.

Die Intensität der Lichtempfindung hängt ab:

1. von der Reizintensität. Die Intensität der Empfindung ist um so größer, je stärker das einwirkende Licht ist. Die Empfindlichkeit für Reizunterschiede entspricht innerhalb gewisser Grenzen dem Weberschen Gesetz (siehe S. 199);

Die Energie der Reizschwelle beträgt unter günstigsten Bedingungen etwa 10^{-10} Erg.

2. von der Größe der beleuchteten Netzhautfläche. Ein kleines helles Objekt kann dunkler aussehen als ein größeres, weniger helles; dies ist besonders leicht bei Beobachtung lichtschwacher Objekte in der Dämmerung wahrzunehmen;

3. von der Helligkeit der Umgebung des beobachteten Objekts. Ein Licht sieht heller aus auf einem dunklen Grunde, als auf einem hellen (simultaner Kontrast). Dieser Kontrast ist am größten an der Grenze zwischen Hell und Dunkel (Randkontrast). Weiße Objekte auf dunklem Grunde erscheinen von einem sehr dunklen Hofe umgeben;

Irradiation: Helle Gegenstände sehen auf dunklem Grunde größer aus, als ihrer wirklichen Größe entspricht. Das beruht entweder darauf, daß die Erregung von einer gereizten Netzhautstelle auf benachbarte ausstrahlt, oder darauf, daß infolge mangelhafter Abbildung das Bild der hellen Gegenstände durch Zerstreuungskreise vergrößert wird.

4. von der Dauer der Lichteinwirkung.

a) Anklingen der Lichtempfindung. Vom Beginne der Einwirkung eines länger dauernden Lichtreizes ab vergeht eine merkliche Zeit, etwa 0,16 Sekunden, bis die Lichtempfindung ihre größte Intensität erreicht hat. Daher sieht ein helles Licht, das sehr kurze Zeit einwirkt, dunkler aus als ein weniger helles, aber länger einwirkendes.

b) Abklingen der Lichtempfindung, positives Nachbild. Verschwindet ein Lichtreiz plötzlich, so hält die Lichtempfindung danach noch einige Zeit an. Diese Erscheinung wird positives Nachbild genannt.

Hierauf beruht die bekannte Erscheinung, daß, wenn man im Dunkeln einen Lichtpunkt schnell hin und her bewegt, nicht etwa der Lichtpunkt immer gerade an dem Ort zu sehen ist, an dem er sich jeweils befindet, sondern daß man eine leuchtende Linie, entsprechend der Bahn des bewegten Lichtpunktes wahrnimmt. Es werden hierbei immer neue Netzhautstellen gereizt, bevor die Erregung in den anderen, früher gereizten, vollständig abgeklungen ist.

Die einzelnen Lichtempfindungen, die von einer Reihe schnell aufeinander folgender einzelner Lichtreize herrühren, verschmelzen infolge des An- und Abklingens zu einer gleichmäßigen Lichtempfindung. Jeder einzelne Reiz verstärkt, jedes lichtlose Intervall vermindert die Netzhauterregung um einen gewissen Betrag; bei hinreichend schneller Reizfolge sind die Erregungsschwankungen so klein, daß sie nicht mehr bemerkt werden. Die Intensität der Lichtempfindung ist in diesem Falle geradeso groß, als bei dauernder Einwirkung eines entsprechend schwächeren Lichtes: Talbotscher Satz.

Nach kurzdauernder Belichtung klingt die Netzhauterregung nicht stetig ab, sondern es treten mehrere voneinander durch dunkle Intervalle getrennte positive Nachbilder auf.

c) Veränderung der Erregbarkeit der Netzhaut durch Belichtung. Negatives Nachbild oder Successivkontrast.

Während länger dauernder Einwirkung eines Lichtreizes nimmt die Intensität der Empfindung infolge Herabsetzung der Erregbarkeit der Netzhaut ab.

Fixiert man ein helles Objekt auf dunklem Grunde einige Zeit und blickt dann auf eine gleichmäßig helle Fläche, so sieht man diese nicht gleichmäßig hell, sondern auf ihr eine dunkle Stelle, entsprechend dem vorher fixierten Objekt und der durch die Belichtung weniger erregbar gewordenen Netzhautstelle. Diese Erscheinung wird negatives Nachbild oder Successivkontrast genannt.

Auf Herabsetzung und Wiederzunahme der Erregbarkeit beruht auch die Anpassung der Netzhaut an verschiedene Helligkeiten oder die Adaptation. Tritt man aus einem hellen Raum in einen dunklen, so sieht man zuerst schlecht, weil die Netzhaut wenig erregbar ist; allmählich tritt durch Erholung der Netzhaut größere Erregbarkeit und daher besseres Sehen im Dunkeln ein. Tritt man aus einem dunklen Raum in einen hellen, so wirkt das Licht zuerst blendend wegen der großen Erregbarkeit der Netzhaut, die allmählich durch die Belichtung vermindert wird.

B. Qualitäten der Lichtempfindungen.

Die Netzhaut wird nur erregt durch Aetherwellen, deren Wellenlänge zwischen 0,8 und 0,4 μ liegt. Diese Wellen, die wir Licht nennen, sind im Tageslicht enthalten.

Streng genommen kommen freilich nicht alle Lichtstrahlen im Tageslicht vor, es fehlen die den Fraunhoferschen Linien entsprechenden.

Das Tageslicht erregt die Empfindung **weiß**. Ein Weiß von geringer Intensität nennen wir **grau**. Gegenstände, die keine die Netzhaut erregenden Strahlen aussenden, sehen **schwarz** aus.

Die Lichtstrahlen sind um so brechbarer, je kleiner ihre Wellen-

länge ist. Wenn man sie durch Brechung mittels eines Prisma voneinander trennt, bemerkt man, daß sie einzeln verschiedenartige Lichtempfindungen hervorbringen, die als die Empfindungen der **Spektralfarben** bezeichnet werden.

So wird z. B. erzeugt:

durch Strahlen	von	0,7	μ Wellenlänge:	die	Empfindung	Rot;
,,	,,	,,	0,6 ,,	,,	,,	,,	Gelb;
,,	,,	,,	0,5 ,,	,,	,,	,,	Grünblau;
,,	,,	,,	0,4 ,,	,,	,,	,,	Violett.

Diese Farbenempfindungen entstehen jedoch nur bei mittlerer Intensität der einfachen Lichter oder homogenen Strahlen. Die Strahlen, die bei mittlerer Intensität Farbenempfindungen hervorrufen, erscheinen bei sehr großer und sehr geringer Intensität farblos.

Purkinjesches Phänomen: Vermindert man die Intensität der einfachen Lichter, so ändert sich ihre relative Helligkeit. Das spektrale Rot sieht bei mittlerer Intensität heller, bei sehr geringer dunkler aus als das Blau. Die am hellsten erscheinende Stelle des Spektrums wandert dementsprechend bei Verminderung der Intensität des ganzen Spektrums vom Gelbgrün zum Grünblau. Dies ist besonders leicht mit dunkeladaptiertem Auge zu beobachten, wenn die Intensität der Lichter so vermindert wird, daß sie farblos aussehen.

Mischlicht nennen wir ein Licht, das aus zwei oder mehreren einfachen Lichtern zusammengesetzt ist. Von den durch Mischlichter bewirkten Empfindungen kommt die durch Mischung eines einfachen roten und blauen Lichtes bewirkte Empfindung des **Purpurs** nicht unter den Spektralfarbenempfindungen vor; die übrigen durch Mischlichter erzeugten Farbenempfindungen stimmen hinsichtlich ihres Farbentones mit Spektralfarbenempfindungen überein, sehen aber zum Teil weißlicher, d. h. weniger gesättigt aus, als die entsprechenden Spektralfarben. Z. B. liefern das spektrale Grün und Violett gemischt ein Blau, das weißlicher aussieht, als das Blau des Spektrums.

Komplementärfarben heißen zwei einfache Lichter, deren Mischung die farblose Empfindung Weiß bewirkt. Komplementäre Farbenpaare sind z. B. Rot und Grünblau, Orange und Blau, Gelb und Indigoblau, Grüngelb und Violett. Zum einfachen grünen Licht gibt es kein einfaches Komplementärlicht.

Durch passende Mischungen von einfachem Rot, Grün und Blau lassen sich alle überhaupt vorkommenden farbigen und auch die farblosen Empfindungen hervorrufen.

Die **Farbentheorien** führen die vielen verschiedenen Farbenempfindungen auf gleichzeitige, aber verschieden starke Erregung nur weniger Grundempfindungen zurück.

Die **Young-Helmholtzsche Theorie** nimmt drei Grundempfindungen an: Rot, Grün und Blau, die bei Einwirkung verschiedenfarbiger Lichter zwar gleichzeitig erregt werden, aber in verschiedenem Intensitätsverhältnis. Durch die verschiedenen Mischungen der Grundempfindungen kommen die verschiedenen Farbenempfindungen zustande. Gleich starke Erregung aller drei Grundempfindungen würde die Empfindung „Weiß" bewirken.

Die **Heringsche Theorie** der Gegenfarben nimmt sechs Grundempfindungen an, die in drei Gruppen zu je zwei Empfindungen eingeteilt werden und zwar: 1. Weiß und Schwarz, 2. Rot und Grün, 3. Gelb und Blau. Für jede Gruppe wird eine Sehsubstanz angenommen, deren Veränderung die Empfindung hervorbringt. Die Veränderung der Substanz kann von zweierlei Art sein: Die eine Art der Veränderung bewirkt die eine Empfindung, die andere, der ersten Art entgegengesetzte, bewirkt die andere Empfindung. Von den beiden einander entgegengesetzten Prozessen soll der eine die Dissimilation, der andere die Assimilation der Sehsubstanz sein.

Die Netzhaut ist nur in ihren zentralen Teilen mit dem vollständigen Farbensinn ausgestattet. In einer mehr peripheren Zone der Netzhaut besteht Rot-Grün-Blindheit, und die äußerste Netzhautzone ist total farbenblind.

Außer der normalen Farbenblindheit in der Netzhautperipherie kommt auch abnorme Farbenblindheit der ganzen Netzhaut vor.

Die Farbenblindheit kann sein eine

1. totale, bei der jegliche Farbenempfindung fehlt und alle Lichter nur farblos gesehen werden;

2. partielle, bei der nur zwei Arten von Farbenempfindungen vorhanden sind. Es kommen vor:

a) Die häufigere Form, die Rot-Grün-Blindheit, bei der von den Farbenempfindungen nur Blau und Gelb vorhanden sind, ein gewisses Rot und ein gewisses Grün aber farblos gesehen werden;

b) die seltene Blau-Gelb-Blindheit, bei der nur die Rot- und die Grünempfindung vorhanden sind, Blau und Gelb farblos gesehen werden.

Die Rot-Grün-Blinden sind noch in zwei Gruppen einzuteilen, die sich hauptsächlich unterscheiden durch typische Verschiedenheiten der relativen Helligkeit, in der die Spektrallichter gesehen werden. Für die eine Form der Rot-Grün-Blindheit, die **Protanopie**, ist langwelliges Licht relativ sehr viel dunkler, als für die andere Form, die **Deuteranopie**, und als für das normale Farbenempfindungsvermögen.

Zwischen der Protanopie, resp. Deuteranopie und dem normalen Farbenempfindungsvermögen gibt es noch Uebergänge, die als anomale trichromatische Systeme (Rotschwäche und Grünschwäche) bezeichnet werden.

Man führt das Wesen der Farbenblindheit zurück auf das Fehlen gewisser Grundempfindungen oder auf mangelhafte Entwicklung der farbenempfindlichen Elemente.

Wahrscheinlich enthalten nur die Zapfen den Apparat für den Farbensinn, während von den Stäbchen nur die Empfindung eines Weiß von geringer Intensität vermittelt wird, und zwar durch Zersetzung des Sehpurpurs. Die Stäbchen allein werden wahrscheinlich schon durch Lichter von geringer Intensität erregt, die farblos erscheinen, weil sie die Zapfen noch nicht zu erregen vermögen. Mit den Stäbchen würden wir demnach hauptsächlich in der Dämmerung, mit den Zapfen vor allem im Hellen sehen. Diese Lehre stützt sich hauptsächlich auf folgende Beobachtungen:

1. Der Sehpurpur wird am stärksten zersetzt durch die grünlichblauen

Spektrallichter, welche bei geringer Intensität des Spektrums von den stäbchenhaltigen seitlichen Netzhautteilen am hellsten gesehen werden. Für die stäbchenfreie Fovea centralis gilt letzteres nicht; das Purkinjesche Phänomen (siehe S. 215) ist nur mit den peripheren Netzhautteilen, nicht mit der Fovea zu beobachten.

2. In der Dämmerung wird mit der Fovea centralis überhaupt schlechter gesehen, als mit den seitlichen Netzhautteilen. Die Fovea adaptiert sich weniger gut an die Dunkelheit, als die peripheren Netzhautteile.

3. Tiere mit nächtlicher Lebensweise haben nur Stäbchen, keine Zapfen.

Das negative Nachbild einer Farbenempfindung erscheint gefärbt in der entsprechenden Komplementärfarbe. Ein farbiges Objekt auf farblosem Grunde oder ein farbloses Objekt auf farbigem Grunde ruft einen farbigen simultanen Kontrast hervor; der Grund bzw. das Objekt erscheint dem farbigen Licht komplementär gefärbt.

§ 3. Die Lokalisation der Lichtempfindungen.

I. Uniokulares Sehen.

1. **Uniokularsehen mit unbewegtem Auge.** Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut ist mosaikartig aufgebaut aus Elementen, von denen jedes einzelne isoliert erregbar ist und bei seiner Erregung eine mit besonderem Lokalzeichen behaftete Empfindung hervorruft. Unser Bewußtsein lokalisiert die Lichtempfindung, die ein gereiztes Element hervorruft, vor das Auge und zwar nahezu in den zu dem Element zugehörigen Richtungsstrahl (siehe S. 200), d. h. in die Richtung, in der unter normalen Verhältnissen der Objektpunkt, der das Element gereizt hat, auch tatsächlich liegt.

Genau genommen erfolgt schon beim Uniokularsehen die Lokalisation nach den Richtungslinien eines, mitten zwischen beiden Augen gedachten, auf den fixierten Punkt gerichteten „Zyklopenauges", in das das Netzhautbild des wirklichen Auges eingetragen zu denken ist. Dies ist für das Binokularsehen (siehe unten) von Bedeutung; beide Augen zusammen haben eine identische Sehrichtung.

Sehschärfe heißt der Grad der Genauigkeit der Lokalisation der Lichtempfindungen. Als Maß der Sehschärfe wird meist der **kleinste Gesichtswinkel** angegeben, bei dem zwei Objektpunkte noch räumlich gesondert voneinander gesehen werden. Gesichtswinkel ist der Winkel, den die von den Objektpunkten aus gezogenen Richtungsstrahlen miteinander bilden.

Die Fähigkeit des Auges, verschiedene Objektpunkte räumlich gesondert voneinander zu sehen, nennen wir das optische Auflösungsvermögen des Auges. Damit zwei Objektpunkte optisch aufgelöst werden, müssen ihre Bildpunkte zwei lichtempfindliche Elemente erregen, zwischen denen mindestens ein weniger erregtes drittes liegt; der kleinste Abstand der Bildpunkte voneinander, bei dem dies

möglich ist, ist demnach etwas größer, als der Durchmesser eines Elements.

Die **Fovea centralis** hat die größte Sehschärfe; mit ihr können unter günstigen Bedingungen noch Objektpunkte gesondert gesehen werden bei einem Gesichtswinkel von 50″; dies entspricht einem Abstand der Bildpunkte auf der Netzhaut von etwa 4 μ, d. i. etwas mehr als die Zapfendicke. In der Fovea bildet daher jeder Zapfen ein lichtempfindliches Element.

Lageverschiedenheiten sind von der Fovea sogar noch unter kleinerem Gesichtswinkel zu erkennen. Wird z. B. von zwei senkrechten, übereinander stehenden Lichtlinien die obere gegen die untere in horizontaler Richtung verschoben um einen Betrag, der einem Gesichtswinkel von 10″ entspricht, so ist schon die Lageverschiedenheit der Linien wahrnehmbar.

Die Fovea, als die Stelle des deutlichsten Sehens, richten wir auf den Objektpunkt, den wir deutlich sehen wollen; dieser Punkt heißt **fixierter Punkt** oder uniokularer Blickpunkt; die zugehörige Richtungslinie heißt **Gesichtslinie.** Das Sehen mit der Fovea nennen wir direktes Sehen.

Die Gesichtslinie fällt nicht mit der Augenachse zusammen, sondern sie weicht nach vorne etwas medianwärts von der Augenachse ab. Der von beiden gebildete Winkel wird „Winkel α“ genannt; er beträgt etwa 5°.

Die Augenärzte nehmen als normal für die Fovea einen kleinsten Gesichtswinkel von 5 Minuten an, was für die von ihnen geübte Sehschärfebestimmung (Lesen von Buchstaben) auch zutrifft.

Die peripheren Teile der Netzhaut dienen dem indirekten Sehen; sie haben geringere Sehschärfe. In der Netzhautperipherie bilden immer mehrere Stäbchen und Zapfen zusammen ein lichtempfindliches Element.

An einer medianwärts von der Fovea gelegenen Netzhautstelle, deren Richtungslinie mit der Gesichtslinie einen Winkel von 10° bildet, beträgt z. B. die Sehschärfe nur etwa $^1/_5$ der der Fovea; bei einem Winkelabstand von 20° nur $^1/_{20}$, von 40° $^1/_{100}$. In der Richtung nach oben, unten und lateralwärts nimmt die Sehschärfe sogar noch schneller mit der Zunahme des Abstandes der betreffenden Netzhautstelle von der Fovea ab.

Die Sehschärfe ist um so geringer, je weniger hell die betrachteten Objekte sind. Für das Sehen in der Dämmerung ist die Sehschärfe der Fovea centralis geringer, als die der seitlichen Netzhautteile. Anderseits werden aber auch sehr helle Objekte weniger scharf gesehen wegen der starken Irradiation, die sie hervorrufen.

Gesichtsfeld nennen wir die Gesamtheit der vom Auge aus auf eine Fläche projizierten Objektpunkte, die das unbewegte Auge sehen kann. Seine Ausdehnung wird angegeben durch die Winkel, welche die von den Gesichtsfeldgrenzen zum Knotenpunkt gezogenen Linien mit der Gesichtslinie bilden. Das Gesichtsfeld hat eine Ausdehnung nach außen von 100°, innen und oben von 60°, unten von 70°. Zur Bestimmung des Gesichtsfeldes dient das Perimeter.

Augenmaß heißt die Fähigkeit des Auges, Größenunterschiede der beobachteten Objekte zu erkennen. Zwei parallele Linien können wir z. B. im günstigsten Falle schon als verschieden lang erkennen, wenn ihre Längen sich verhalten wie 100 : 101.

Bewegte Objekte müssen, um unmittelbar als bewegt zu erscheinen, eine Gesichtswinkelgeschwindigkeit haben, die mindestens 1′ und höchstens 400° in 1 Sek. beträgt. Die Seitenteile der Netzhaut sind für die Wahrnehmung von Bewegungen absolut weniger empfindlich, im Vergleich zu ihrer Sehschärfe aber empfindlicher, als die zentralen.

2. **Uniokularsehen mit bewegtem Auge.** Das Sehen mit unbewegtem Auge ist beschränkt, weil dabei nur ein kleiner Objektbezirk scharf gesehen wird, und weil die Richtungen, in denen überhaupt gesehen wird, durch die Gesichtsfeldgrenzen beschränkt sind. Um bei unbewegtem Kopfe viele Objekte scharf zu sehen, und um das Gebiet der Richtungen, in denen überhaupt gesehen wird, zu vergrößern, wird das Auge bewegt. Außerdem ermöglichen die Augenbewegungen es auch, daß der Blick auf ein fixiertes Objekt gerichtet bleibt, wenn der Kopf oder der ganze Körper bewegt wird; die Drehung des Auges ist in dem Falle der Bewegung des Kopfes resp. Körpers entgegengesetzt gerichtet.

Der **Drehpunkt**, um den die äußeren Augenmuskeln den Augapfel drehen, liegt 13,5 mm hinter dem Hornhautscheitel auf der Gesichtslinie. Das Auge und sein Lager bilden ein Kugelgelenk.

Streng genommen liegt der Drehpunkt nicht in der Gesichtslinie, sondern in der Augenachse. Der Abstand des Drehpunktes von der Gesichtslinie ist aber so gering, daß er im Interesse der Vereinfachung der Betrachtung vernachlässigt werden kann.

Primärlage nennt man die Lage des Auges, in der bei gerader Kopfstellung die Gesichtslinie horizontal und parallel der Medianebene des Körpers gerichtet ist. Bei den Augenbewegungen wird die Gesichtslinie aus der Primärlage verlagert.

Uniokulares Blickfeld heißt das Gebiet, das sämtliche auf eine Fläche vom Auge aus projizierten Punkte umfaßt, die das Auge bei unbewegtem Kopfe fixieren kann. Das Blickfeld hat eine Ausdehnung nach außen, innen und unten von etwa 45°, nach oben von 35° Drehungswinkel der Gesichtslinie.

Listings Gesetz: Bei einer gegebenen Lage der Gesichtslinie liegt zwar die theoretische Möglichkeit vor, daß das Auge noch beliebig viele Stellungen annehmen kann, indem es sich um die Gesichtslinie als Achse drehen würde. Bei den wirklich ausgeführten willkürlichen Bewegungen des Auges kommen aber infolge der eigenartigen koordinierten Innervation der Augenmuskeln beliebige Drehungen um die Gesichtslinie als Achse nicht vor; für jede Lage

der Gesichtslinie ist vielmehr auch die ganze übrige Stellung des Auges eine bestimmte. Die Stellung des Auges für irgend eine Lage der Gesichtslinie ist so, als ob das Auge aus der Primärlage

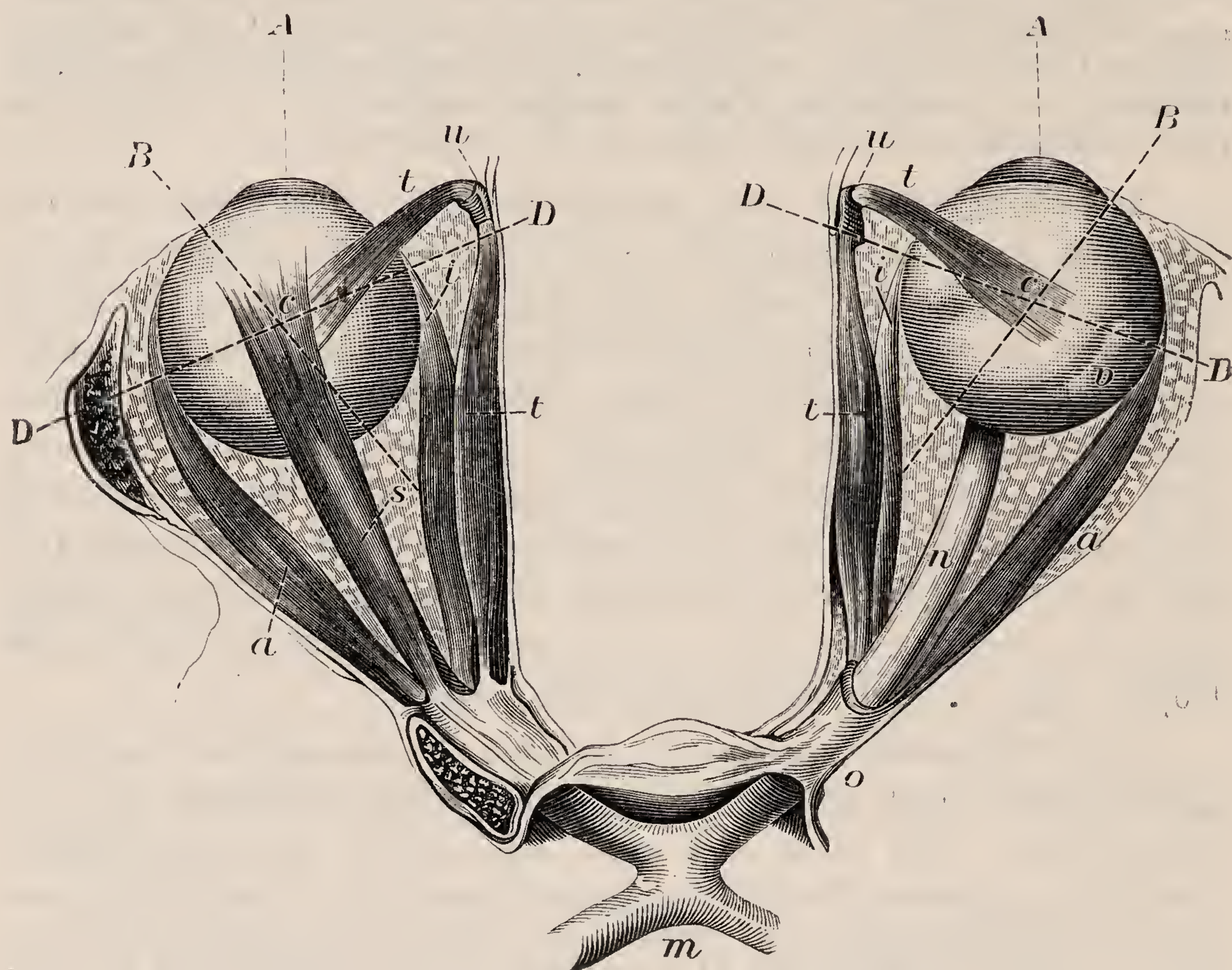


Fig. 26. Augenmuskeln und ihre Drehungsachsen am Augapfel, von oben gesehen nach Helmholtz.
a: Rectus ext. s: Rectus sup. i: Rectus int. t: Obliq. sup. u: Trochlea. A: Augenachse. DD: Drehachse des Rectus sup. u. inf. B: Drehachse des Obl. sup. u. inf. v: Insertion des Obl. inf.

in die betreffende Lage gekommen wäre durch Drehung um die Achse, die zur primären und der betreffenden Lage der Gesichtslinie senkrecht steht.

Sekundärstellungen nennt man die reinen Seitenwendungen, Hebungen und Senkungen des Blickpunktes aus der Primärlage; sie werden bewirkt durch folgende Muskeln (siehe auch Fig. 26):

Nasalwärtswendung (Adduktion) durch Rectus internus,
Temporalwärtswendung (Abduktion) durch Rectus externus,
Hebung durch Rectus superior und Obliquus inferior zusammen,
Senkung durch Rectus inferior und Obliquus superior zusammen.

Der Rectus superior allein für sich würde nicht reine Hebung bewirken, sondern zugleich Adduktion und auch eine Rollung des Bulbus um die Gesichtslinie als Achse derart, daß der obere Teil des in Primärlage senkrechten Hornhautmeridians nasalwärts geneigt würde; diese Adduktion

und Rollung werden aber durch die entgegengesetzten Wirkungen des gleichzeitig kontrahierten, im übrigen auch hebend wirkenden Obliquus inferior aufgehoben. In entsprechender Weise werden bei der Senkung die Adduktion und Temporalwärtsrollung, die der Rectus inferior allein für sich bewirken würde, durch die entgegengesetzten Wirkungen des Obliquus superior aufgehoben.

Bei den Sekundärstellungen bleibt der in Primärlage senkrechte Hornhautmeridian senkrecht.

Tertiärstellungen sind die Kombinationen von Seitenwendungen mit Hebung oder Senkung des Blickpunkts. Da für die Einstellung in Tertiärlagen die Drehachse nach Listings Gesetz schief zu dem in Primärlage senkrechten Hornhautmeridian steht, so neigt sich dieser Meridian bei Tertiärstellungen gegen die Senkrechte und zwar ist der obere Teil dieses Meridians geneigt nach:

1. außen (O. inf.) bei Hebung (R. sup.) und Abduktion (R. ext.),
2. innen (R. sup.) bei Hebung (O. inf.) und Adduktion (R. int.),
3. innen (O. sup.) bei Senkung (R. inf.) und Abduktion (R. ext.),
4. außen (R. inf.) bei Senkung (O. sup.) und Adduktion (R. int.).

In dieser Zusammenstellung ist hinter jeder Bewegungsform der die Bewegung hauptsächlich bewirkende Muskel angegeben.

Auch der in Primärlage horizontale Hornhautmeridian neigt sich bei der Tertiärstellung entsprechend der zu ihm schief gerichteten Drehachse.

II. Binokulares Sehen.

Der Unterschied zwischen dem uniokularen und dem binokularen Sehen besteht darin, daß wir bei ersterem nur die Richtung, in der ein beobachtetes Objekt liegt, nicht aber dessen Entfernung wahrnehmen, während wir beim binokularen Sehen einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der **Entfernung** oder der **Tiefendimension** der beobachteten Objekte gewinnen, weil die Einstellung der beiden Augen auch von der Entfernung des fixierten Punktes abhängt.

Wesentlich begünstigt wird die Wahrnehmung der Tiefendimension beim Anblick körperlicher Gegenstände durch die binokulare Parallaxe, d. h. dadurch, daß wegen der verschiedenen Stellungen der Augen zu dem beobachteten Gegenstande perspektivische Verschiedenheiten der beiden Netzhautbilder zustande kommen müssen.

Uniokulare Tiefenwahrnehmung kommt in geringem Grade zwar auch vor; sie ist aber sehr unvollkommen. Sie gründet sich

1. auf die Erfahrung, daß gleich große Objekte verschieden groß aussehen, wenn sie in verschiedener Entfernung stehen;
2. auf die Empfindung des Grades der Muskelanstrengung, die nötig ist, um das Auge auf die beobachteten Objekte zu richten.

Bewegungen des Kopfes oder der Objekte sind für die uniokulare Tiefenwahrnehmung günstig.

1. Koordinierte Bewegung beider Augen.

Das binokulare Sehen wird dadurch ermöglicht, daß beide Augen gleichzeitig auf ein und dasselbe Objekt gerichtet werden.

Die Innervationszentren für die Muskeln der Augen sind so miteinander physiologisch verknüpft, daß die Erregung der Zentren der einen Seite nicht unabhängig von der der anderen Seite geschieht, und daß daher beide Augen immer zusammen bewegt werden. Die Bewegungen der beiden Augen erfolgen so, daß innerhalb gewisser Grenzen ein von dem einen Auge fixiertes Objekt auch gleichzeitig von dem anderen Auge fixiert wird.

Beim Sehen in die Ferne werden die Augen zusammen so bewegt, daß die beiden Gesichtslinien nahezu parallel bleiben; beim Sehen in die Nähe werden die Gesichtslinien in dem fixierten Punkt konvergent gemacht. Für die Kombination von symmetrischer Konvergenz und Hebung oder Senkung gilt das Listingsche Gesetz nicht genau; denn dabei wird für die in Primärlage horizontalen Hornhautmeridiane die Lage in einer Ebene beibehalten. Mit der Konvergenz ist auch Accommodation und Pupillenverengerung verknüpft (siehe S. 188, 205 u. 208).

Ueber reflektorische koordinierte Augenbewegungen siehe S. 188 und 241. Für diese Bewegungen gilt das Listingsche Gesetz auch nicht.

Binokularer Blickpunkt heißt der von beiden Augen zusammen fixierte Punkt, d. i. der Schnittpunkt der beiden Gesichtslinien. **Binokulares Blickfeld** heißt das Gebiet, das sämtliche auf eine Fläche von dem „Zyklopenauge" (S. 217) aus projizierten Punkte umfaßt, die binokular bei unbewegtem Kopfe fixiert werden können.

Die uniokularen Blickfelder der beiden Augen fallen zwar größtenteils, aber nicht ganz zusammen. Das binokulare Blickfeld ist dagegen viel kleiner, als der beiden Augen gemeinschaftliche Teil der uniokularen Blickfelder, weil die beiden Gesichtslinien nicht gleichzeitig auf jeden Punkt gerichtet werden können, auf den jede Gesichtslinie einzeln für sich gerichtet werden kann.

Setzt man vor ein Auge ein Glasprisma, welches die Lichtstrahlen vor ihrem Eintritt ins Auge von ihrer ursprünglichen Richtung ablenkt, so kann durch die normalen Augeneinstellungen nicht mehr binokulare Fixation der Objekte erfolgen. Infolgedessen kommen dann zum Zwecke der binokularen Fixation Abweichungen von der normalen Koordination vor, die man Fusionsbewegungen nennt.

2. Binokulares Einfachsehen.

Ein binokular fixierter Objektpunkt wird nicht doppelt, sondern einfach gesehen, obwohl von ihm zwei Bildpunkte, in jeder Fovea einer, entstehen. Gleichzeitige Erregung beider Foveae ruft also nur eine einfache Lichtempfindung hervor. Außer den Foveae gibt es noch viele andere Paare von je zwei Punkten, von denen der eine in der einen, der andere in der anderen Netzhaut liegt, und deren gleichzeitige Reizung nur eine einfache Lichtempfindung hervorruft.

Ein derartiges Punktpaar wird ein Paar **korrespondierender** oder **identischer Netzhautpunkte** oder ein Paar **Deckpunkte** genannt.

Ein Paar korrespondierender Netzhautpunkte sind also die beiden Foveae centrales, ferner je zwei Punkte der beiden Netzhäute, die von den beiden Foveae gleichweit in gleicher Richtung entfernt sind.

Ein Objektpunkt, dessen Bildpunkte nicht auf korrespondierende Netzhautpunkte fallen, wird doppelt gesehen.

Fallen auf korrespondierende Netzhautstellen Bilder zweier verschiedener Gegenstände, so werden die beiden Objekte nicht gleichzeitig gesehen, sondern bald das eine, bald das andere, besonders wenn die Aufmerksamkeit bald auf das eine, bald auf das andere gerichtet wird. Man nennt das **Wettstreit der Sehfelder.**

Die Gesamtheit aller derjenigen Punkte im Raume, die bei einer gegebenen Augenstellung einfach gesehen werden, heißt **Horopter** dieser Augenstellung. Um den Horopter zu finden, zieht man bei der gegebenen Augenstellung von je einem Paar korrespondierender Punkte durch die Knotenpunkte Richtungslinien; wo zwei von einem Paar korrespondierender Punkte kommende Richtungslinien sich schneiden, liegt ein Punkt, der einfach gesehen wird. Die Gesamtheit der so erhaltenen Punkte bildet den Horopter der betreffenden Augenstellung.

3. Wahrnehmung der Entfernung und der Tiefendimension.

Das binokulare Sehen orientiert uns über die Entfernung eines fixierten Objektes vom Auge. Diese Wahrnehmung gründet sich darauf, daß wir den Grad der Anstrengung der Konvergenzmuskeln empfinden, die nötig ist, um die Gesichtslinien auf das Objekt zu richten. Auf Grund dieser Empfindung vermögen wir die der Lage des Durchschnittspunktes der Gesichtslinien entsprechende **Entfernung** des fixierten Objektpunktes zu schätzen.

Betrachtet man einen körperlichen Gegenstand binokular, so fallen auf die beiden Netzhäute zwei perspektivisch verschiedene Bilder desselben, weil die beiden Augen den Gegenstand von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachten. Infolge dieser binokularen Parallaxe fallen also jetzt nicht auf alle korrespondierende Netzhautstellen kongruente Bilder. Folglich kann nur ein Teil der Punkte des beobachteten Körpers einfach erscheinen, die übrigen werden doppelt gesehen. In unserer Vorstellung wird dadurch aber nicht der Eindruck des Doppelten, sondern der Eindruck von **Entfernungsunterschieden** der Punkte des beobachteten Objektes, mithin der Eindruck des Körperlichen erweckt.

Bietet man jedem Auge eine von seinem Standpunkte aus aufgenommene Abbildung ein und desselben Körpers dar, so sehen die Augen zusammen den abgebildeten Gegenstand körperlich. Vorrichtungen, durch die das geschieht, heißen **Stereoskope.**

Stereoskopischer Glanz: Bringt man im Stereoskop vor das eine Auge ein helles, vor das andere ein gleichgeformtes dunkles Bild, so erhält man den Eindruck eines einfachen Bildes, das aber glänzend erscheint.

Binokulare Farbenmischung: Wird von zwei gleichgestalteten, aber verschiedenfarbigen Objekten das eine mit dem einen Auge, das andere mit dem anderen angesehen, so sieht man ein Objekt in der Mischfarbe.

Fehler in der Beurteilung der Größe, Richtung und Entfernung der Objekte heißen **optische Täuschungen.**

Anhang.

1. Schutzeinrichtungen des Auges.

a) **Die Augenlider.**

Der Augapfel wird vor schädlichen äußeren Einflüssen geschützt durch das Schließen der Augenlider, das durch den vom Facialis innervierten Orbicularis palpebrarum geschieht. Der Lidschluß erfolgt willkürlich oder reflektorisch. Der reflektorische Lidschluß tritt doppelseitig ein, und zwar nach plötzlicher übermäßiger Belichtung der Netzhaut (optischer Blinzelreflex) oder durch Reizung der Cornea und Conjunctiva (taktiler Blinzelreflex). (Siehe auch S. 186.)

b) **Die Tränen.**

Die freie Oberfläche des Auges wird durch die Tränen feucht und rein gehalten.

Die Tränen sind eine wasserhelle, schwach alkalinische, salzig schmeckende Flüssigkeit. Sie enthalten etwa 1% Trockenrückstand, hauptsächlich Salze (Kochsalz). Auch Eiweiß kommt in geringen Mengen in ihnen vor. Sie werden sezerniert in den Tränendrüsen.

Die Tränendrüsen sind wie die Eiweißdrüsen der Mundhöhle gebaut. Die Tränen werden fortwährend abgesondert. Ihre Sekretion steht unter dem Einfluß des Nervensystems; sie wird verstärkt durch psychische Einflüsse (Weinen), ferner reflektorisch, z. B. durch Fremdkörper im Conjunctival sack oder durch starke Belichtung des Auges.

Sekretionsnerven der Tränendrüsen verlaufen im Nervus lacrymalis, im Nervus subcutaneus malae und im Halssympathicus. Das Zentrum für die Sekretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

Die Tränen strömen aus den Ausführungsgängen der Tränendrüse am äußeren Augenwinkel in den Conjunctivalsack und werden durch Lidschlag und Augenbewegungen in diesem verteilt. Auf diese Weise halten sie die Cornea und Conjunctiva feucht; sie entfernen auch auf diese Weise fremde Substanzen aus dem Conjunctivalsack. Im inneren Augenwinkel werden sie durch die Tränenpunkte aufgesogen und durch den Canalis naso-lacrymalis zur Nasenhöhle abgeleitet.

Die Meibomschen Drüsen der Augenlider sind Talgdrüsen, deren Sekret den Lidrand einfettet. Dadurch wird ein Ueberfließen der Tränen über die Lidränder verhindert.

2. Blut- und Lymphzirkulation im Auge.

Das Blut tritt in das Auge ein:

1. durch die Arteria centralis retinae zur Netzhaut;
2. durch die Arteriae ciliares zur Aderhaut.

Zwischen den Zweigen der Netzhaut- und denen der Ciliararterien bestehen Anastomosen, besonders in der Nähe des Opticuseintritts.

Das Blut verläßt das Auge:
1. durch die Vena centralis retinae (aus der Netzhaut);
2. durch die Venae vorticosae (aus der Aderhaut).

Das Kammerwasser ist als Lymphe anzusehen, die von den Ciliarfortsätzen und der Rückseite oder von der Vorderseite der Iris abgeschieden und im Winkel zwischen Hornhaut und Iris durch ein venöses Gefäß, den Canalis Schlemmii (siehe Fig. 21, s) resorbiert werden soll; freilich wird diese Angabe bestritten. Besondere Lymphbahnen für den Abfluß der Lymphe aus dem Augapfel sollen nicht existieren.

Der Glaskörper ist ein gallertiges Gewebe, bestehend aus einer alkalinischen Flüssigkeit, die in ein Fachwerk feinster Häutchen eingeschlossen ist. Das Fachwerk besteht aus Kollagen; die Flüssigkeit enthält 1,3% Trockensubstanz, darunter Spuren von Albumin und Globulin, dann ein Mucoid und schließlich 0,9% Salze.

Die Linse besteht aus Fasern, die als Zellen anzusehen sind; sie enthalten etwa 36% Trockensubstanz, hauptsächlich Eiweißstoffe (35%).

Der Inhalt des Augapfels steht während des Lebens unter einem gewissen Druck, dem intraokularen Druck, der 20—30 mm Quecksilbersäule beträgt, und der vom arteriellen Blutdruck abhängt.

Kapitel XXIII. **Gehörsinn.**

Adäquate Reize des Gehörorgans sind Schwingungen fester, flüssiger oder luftförmiger Körper; sie werden Schall genannt, weil sie, aufs Gehörorgan wirkend, Schallempfindung hervorrufen.

Der Schall wird in der Regel von den Schallerregern durch die Luft dem Ohre zugeleitet. Indessen kann die Schallleitung zum Ohre auch durch die Kopfknochen erfolgen, zumal wenn man einen Schallerreger, z. B. eine Stimmgabel, mit den Kopfknochen in Berührung bringt.

1. Die Schallleitung im Ohre.

a) Die Schallleitung im äußeren Ohr.

Der äußere Gehörgang (D Fig. 27) dient als Schalltrichter, der die Luftschwingungen durch Reflexion an seinen Wänden sammelt und dem Trommelfell c c zuleitet, das ihn nach innen abschließt. Die Ohrmuschel ist das Rudiment einer Verlängerung dieses Schalltrichters. Die Ohrmuschelknorpel sollen sich aber auch an der Aufnahme der Schwingungen beteiligen. Durch die zugeleiteten Luftschwingungen wird das Trommelfell in Mitschwingung versetzt.

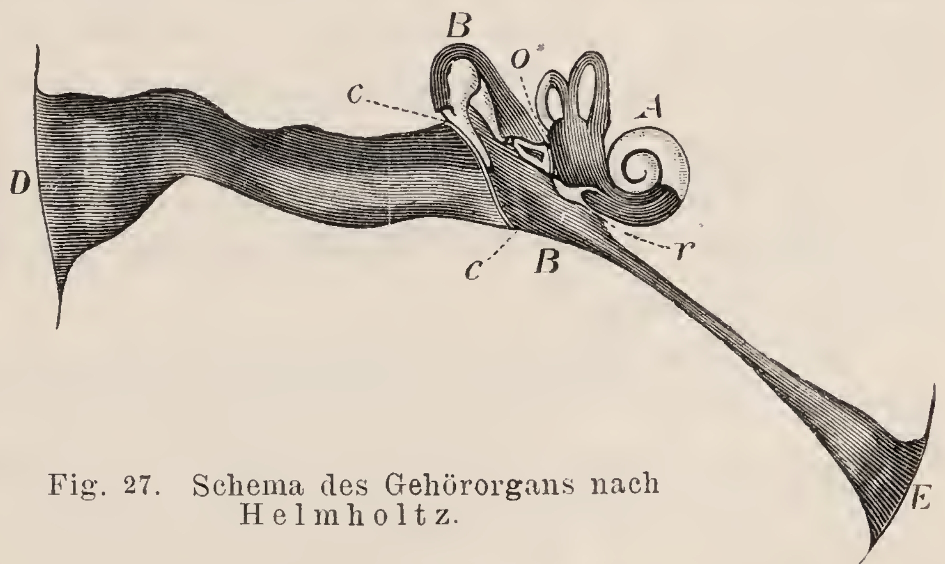


Fig. 27. Schema des Gehörorgans nach Helmholtz.

b) Die Schallleitung im Mittelohr.

Das Mittelohr oder die Paukenhöhle (BB Fig. 27) ist ein lufthaltiger Hohlraum im Felsenbein, dessen äußere Wand vom Trommelfell gebildet wird, und in dessen innerer knöcherner Wand sich zwei durch Membranen verschlossene Löcher, das ovale und das runde Fenster (o und r Fig. 27), befinden.

Das Trommelfell ist mit der Membran des ovalen Fensters verbunden durch die Gehörknöchelchen: Hammer, Amboß, Steigbügel, welche die Schwingungen des Trommelfells auf die Membran des ovalen Fensters übertragen.

Der Hammerstiel St (Fig. 28) ist mit dem Trommelfell verwachsen, er liegt in dessen oberem senkrechten Radius. Vom Hammerhals gehen nach vorn, oben und außen Bänder zur Wand der Paukenhöhle. Der Hammerkopf k ist mit dem Körper des Amboß verbunden durch ein Sattelgelenk, in dem die Knochen allerdings nur wenig gegeneinander beweglich sind; insbesondere wird durch einen Sperrzahn am unteren Rand der Gelenkfläche des Amboß die Bewegung der Knochen gegeneinander gehemmt, wenn der Hammerstiel nach einwärts bewegt wird. Der Amboß Am hat zwei Fortsätze, einen kurzen nach hinten Am.k, der durch ein Band beweglich mit der hinteren Paukenhöhlenwand verbunden ist, und einen langen nach unten Am.l, dessen Spitze gelenkig mit dem Steigbügel S verbunden ist. Die Fußplatte des Steigbügels ist verwachsen mit der Membran des ovalen Fensters (o Fig. 27).

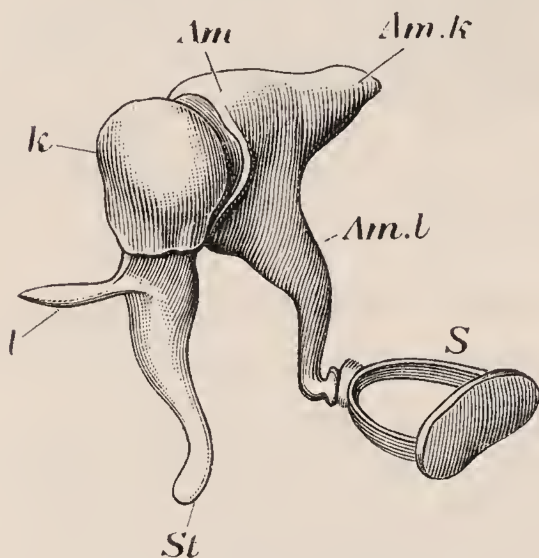


Fig. 28. Gehörknöchelchen.

Hammer und Amboß zusammen bilden einen Winkelhebel, dessen Achse durch das vordere Hammerband und den kurzen Amboßfortsatz geht, und dessen Hebelarme der am Trommelfell befestigte Hammerstiel und der lange Amboßfortsatz sind; letzterer ist durch den Steigbügel mit der Membran des ovalen Fensters verbunden. Schwingt das Trommelfell transversal hin und her, so werden seine Schwingungen durch den Winkelhebel auf die Membran des ovalen Fensters übertragen.

Die Uebertragung der Schallschwingungen durch das Trommelfell und durch die Gehörknöchelchen auf die Membran des ovalen Fensters hat folgende Vorteile für die Schallleitung im Ohr:

1. Der Schallleitungsapparat des Ohres kann durch Schallschwingungen von sehr verschiedener Schwingungszahl in gleichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

Eine freie, flach ausgespannte Membran gibt, wenn sie angeschlagen

wird, einen bestimmten Ton, dessen Höhe von den Dimensionen und der Spannung der Membran abhängig ist; sie gerät nur in starke Mitschwingung, wenn in ihrer Nähe ein Ton von derselben Höhe wie ihr Eigenton erzeugt wird. Das Trommelfell hat keinen bestimmten Eigenton wegen seiner komplizierten Gestalt (trichterförmige Einziehung durch den eingelagerten starren Hammerstiel). Es kann daher durch viele verschieden hohe Töne in gleichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

2. Die feste Verbindung durch die Gehörknöchelchen bedingt, daß die Membran des ovalen Fensters sich immer gleichsinnig mit der Trommelfellmembran bewegen muß; die Membran des runden Fensters ist hierzu nicht gezwungen. Dadurch wird es möglich, daß die Flüssigkeit im inneren Ohre sich zusammen mit der Membran des ovalen Fensters bewegt, indem die nachgiebige Membran des runden Fensters die Bewegung zuläßt.

Würden Trommelfell und Gehörknöchelchen fehlen, so würden von den Luftstößen die Membranen beider Fenster immer in gleichem Sinne bewegt werden, es könnte dadurch die Flüssigkeit im inneren Ohre nicht in erheblichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

3. Von den beiden Armen des aus Hammer und Amboß gebildeten Winkelhebels ist der Hammerstiel länger als der Amboßfortsatz; daher wird bei der Uebertragung der Schwingungen vom Trommelfell auf den Steigbügel die Kraft der Bewegung vergrößert, die Exkursionen werden aber kleiner. Dies ist vorteilhaft, weil die Exkursion der Bewegung der Membran des ovalen Fensters nicht erheblich zu sein braucht, die Kraft der Bewegung aber wegen der großen zu überwindenden Widerstände groß sein muß.

4. Der Schallleitungsapparat des Ohres besitzt eine sehr vollkommene Dämpfung, d. h. er vollführt keine merklichen Nachschwingungen, wenn der Ton, der ihn in Mitschwingung versetzt hat, aufgehört hat, zu wirken.

Dies ist bedingt durch die geringe Masse der zu bewegenden Gebilde und durch die im Vergleich zur Masse großen Widerstände.

An den Gehörknöchelchen inserieren folgende Muskeln:

1. Tensor tympani, der in einem parallel der Tuba Eustachii verlaufenden Knochenkanal liegt und mit seiner über einen Knochenvorsprung gebogenen Sehne am Hammerstiel ansetzt. Seine Kontraktion zieht den Hammerstiel nach innen und spannt das Trommelfell stärker. Er wird vom Trigeminus innerviert.

2. Stapedius, dessen Sehne von hinten her am Kopf des Steigbügels angreift. Er wird vom Facialis innerviert.

Die Funktionen dieser Muskeln sind noch nicht aufgeklärt. Sie haben vielleicht die Aufgabe, bei sehr starkem Schall den Schallleitungsapparat so zu fixieren, daß die Schwingungen geschwächt und die Gehörnerven nicht zu stark gereizt werden. Der Tensor tympani könnte aber auch durch

stärkere Spannung des Trommelfells eine Anpassung an sehr hohe Töne bewirken. Dem Stapedius ist ferner die Funktion zugeschrieben worden, durch seine Kontraktion Entspannung des Trommelfells, mithin größere Schwingungen und so Anpassung an schwache Töne zu bewirken.

Von dem Grunde der Paukenhöhle geht in der Richtung nach vorn unten ein enger Kanal, die Tuba Eustachii (E Fig. 27), ab, die das Mittelohr mit dem Rachenraum verbindet. Die Paukenhöhle und die Tuba Eustachii sind mit Schleimhaut ausgekleidet. Die Tuba Eustachii ist gegen den Rachenraum gewöhnlich geschlossen. Sie wird bei jedem Schlucken für kurze Zeit geöffnet durch Kontraktion des Musculus tensor und M. levator veli palatini. Durch Oeffnen der Tuba findet ein Ausgleich des äußeren Luftdrucks mit dem Luftdruck in der Paukenhöhle statt, der für die normale Schallleitung im Mittelohr unerläßlich ist.

Wenn infolge katarrhalischer Schwellung der Tubenschleimhaut die Oeffnung der Tube nicht mehr erfolgt, treten Hörstörungen ein.

Die Tubenschleimhaut trägt Flimmerepithel, das den Schleim in der Richtung zur Rachenhöhle hin bewegt.

c) Die Schallleitung im inneren Ohr.

Das innere Ohr oder Labyrinth (A Fig. 27), ein Hohlraum im Felsenbein, besteht aus drei Teilen: in der Mitte das Vestibulum, dessen äußere Wand das ovale Fenster trägt, vorne die Schnecke, hinten die Bogengänge.

Die Schnecke, der eigentliche Gehörapparat, ein in $2^1/_2$ Windungen spiralig gewundener Kanal (Fig. 29) ist durch eine Scheidewand in zwei

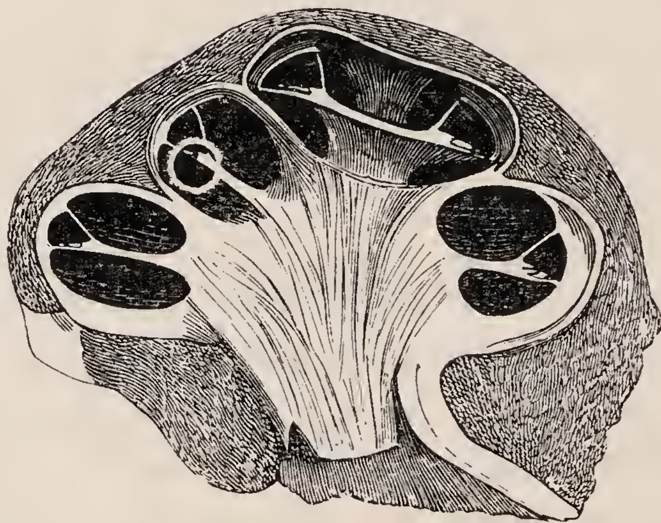


Fig. 29. Durchschnitt der Schnecke.

Gänge geteilt. Der eine Gang, die Scala vestibuli (SV Fig. 30), geht an der Schneckenbasis in das Vestibulum über; der andere, Scala tympani, ST, endet an der Basis im runden Fenster. An der Schneckenkuppe, Helikotrema, kommunizieren die Gänge.

Die Scheidewand des Schneckenkanals besteht aus:

1. der Lamina spiralis ossea (lso Fig. 30), die von der Achse, Modiolus, der Schnecke aus in den Kanal hineinragt;

2. der Lamina spiralis membranacea, von lls bis lsp, die die Fortsetzung der Lamina ossea zur äußeren Schneckenwand bildet; sie besteht aus der von parallelen Querfasern zusammengesetzten Basilarmembran, b, auf dieser die Cortischen Organe, Co, und darüber die Deckmembran, t.

Die Membrana Reißneri (R Fig. 30), die von der Lamina spiralis ossea

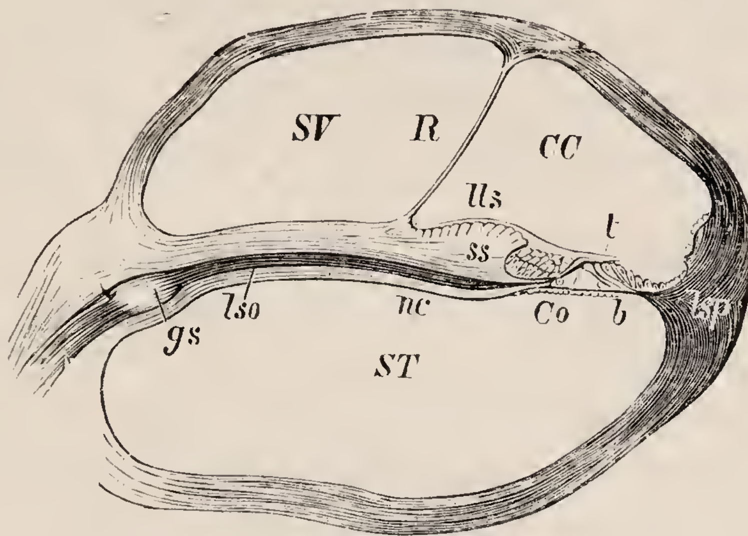


Fig. 30. Durchschnitt einer Schneckenwindung (nach Rauber).

schräg nach oben geht und sich an die obere Schneckenwand anheftet, schließt den Raum, in dem sich die Cortischen Organe befinden, den Canalis cochleae (CC Fig. 30) gegen die Scala vestibuli ab. Der Canalis cochleae gehört zum Binnenraum des häutigen Labyrinths (siehe auch C Fig. 31); er endigt an der Schneckenkuppe K blindsackförmig, an der Basis ist er durch den Canalis reuniens Cr verbunden mit dem übrigen häutigen Labyrinth, einer häutigen Auskleidung des Vestibulums und der Bogengänge, die im Vestibulum durch eine Einschnürung, bei R, geteilt ist in zwei miteinander kommunizierende Räume, den vorderen Sacculus S und den hinteren Utriculus U (siehe Kapitel XXVI).

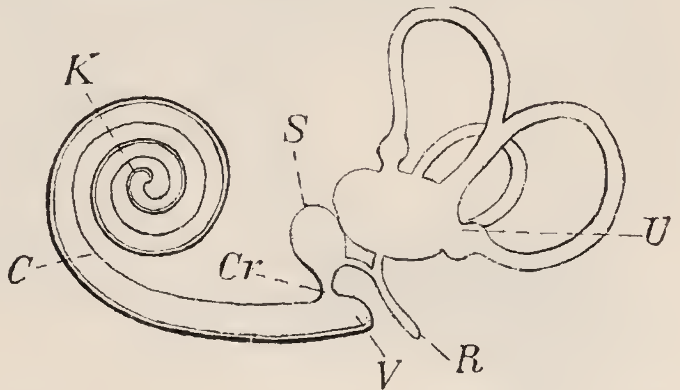


Fig. 31. Das häutige Labyrinth schematisch.

Das häutige Labyrinth ist erfüllt mit der Endolymphe, der Zwischenraum zwischen dem häutigen und knöchernen Labyrinth, sowie die Scala vestibuli und tympani sind erfüllt mit der Perilymphe.

Durch die Schwingungen der Membran des ovalen Fensters wird auch die Labyrinthflüssigkeit in Mitschwingung versetzt und zwar in der Schnecke, weil durch diese der Weg vom ovalen Fenster zu der Membran des runden Fensters führt. Dadurch, daß hier eine nachgiebige Stelle ist, wird eine Bewegung der Labyrinthflüssigkeit ermöglicht. Die Schwingungen werden auf die Basilarmembran übertragen, indem bei Einwärtsbewegung des Steigbügels durch die in die Scala vestibuli gedrängte Labyrinthflüssigkeit diese Membran gegen die Scala tympani vorgebaucht wird, während sie bei Auswärtsbewegung des Steigbügels wieder zurückschwingt. Die Basilar-

membran trägt die schallempfindlichen Apparate, die durch die Schwingungen erregt werden.

2. **Die Erregung der Schallempfindung.**

Jedes Cortische Organ (Fig. 32) besteht aus:

a) Dem Cortischen Bogen (CC): zwei S-förmig gekrümmte, auf der Basilarmembran stehende Pfeiler, ein innerer und ein äußerer, die mit ihren oberen Enden einander zugeneigt und verbunden sind.

b) Den Cortischen Zellen oder Haarzellen, h, zylindrischen Zellen, eine innen und 3—4 außen von jedem Bogen, durch Stützzellen gehalten. Sie tragen an ihrer freien Oberfläche Härchen, welche durch die Löcher der über den Zellen befindlichen Stützmembran, der Membrana reticularis (M. f.), emporragen; über den Haaren befindet sich die Membrana tectoria (M. t.).

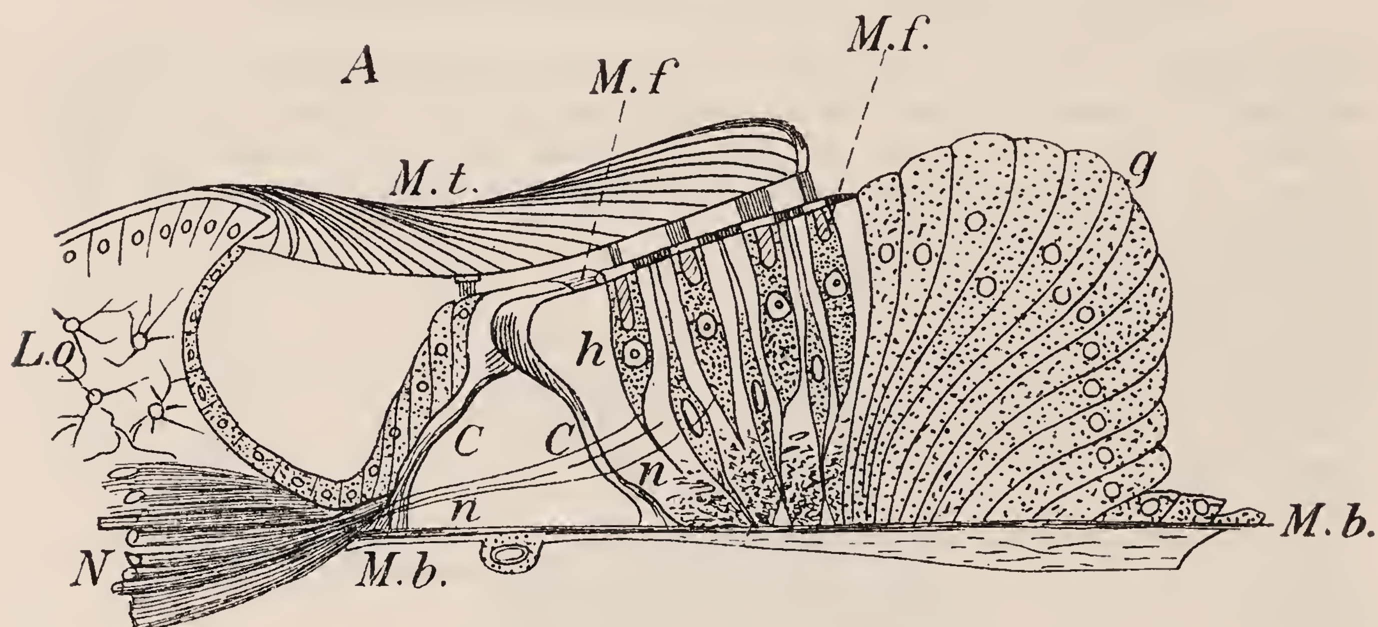


Fig. 32. Querschnitt der Lamina spiralis membranacea.

Der Nervus cochlearis, ein Ast des Acusticus, ist der eigentliche Gehörnerv, er tritt in die Achse der Schnecke ein und breitet seine Fasern fächerförmig in die Lamina spiralis ossea aus; seine Fasern verbinden sich mit den Haarzellen des Cortischen Organs (siehe Fig. 30 n c und Fig. 32 N, n n).

Durch die Schwingungen der Basilarmembran werden die Cortischen Zellen mechanisch gereizt, und diese Reizung hat zur Folge, daß die Cochlearisfasern erregt werden und die Schallempfindung entsteht.

Die mechanische Reizung der Cortischen Zellen kommt vielleicht dadurch zustande, daß die Härchen der Zellen beim Schwingen der Basilarmembran gegen die Membrana tectoria rhythmisch anschlagen und so gereizt werden.

3. Intensität, Qualität und Lokalisation der Schallempfindungen.

Die Intensität der Schallempfindung ist abhängig von der Amplitude der Schwingungen.

Die Energie der Reizschwelle soll für höhere Töne nur etwa 10^{-15} Erg betragen; für tiefere soll sie sehr viel größer sein.

Hinsichtlich ihrer Qualität teilt man die Schallempfindungen ein in Töne oder Klänge und Geräusche.

Die **Töne** oder Klänge kommen durch regelmäßige Schwingungen zustande; wir unterscheiden sie hinsichtlich ihrer Höhe und Klangfarbe.

Die **Tonhöhe** hängt ab von der Häufigkeit der Schwingungen. Ein Ton ist um so höher, je größer seine Schwingungszahl in der Sekunde ist. Es werden gehört Töne, deren Schwingungszahl zwischen 16 und 20000 in einer Sekunde liegt, d. s. fast 11 Oktaven. Die in der Musik verwendeten Töne haben Schwingungszahlen zwischen 33 (Kontra-C) und 4000 (viergestrichenes h), d. s. 7 Oktaven.

Um die Höhe eines Tones zu erkennen, genügt bei niedriger und mittlerer Tonhöhe schon die Einwirkung von 2 Schwingungen auf das Ohr. Für höhere Töne ist die Zahl der erforderlichen Schwingungen größer.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede der Töne ist bei verschiedenen Individuen verschieden groß. Sie hängt von Anlage und Uebung ab. Geübte Musiker erkennen bei mittlerer Tonhöhe noch einen Unterschied von 0,3—0,5 Schwingungen in 1 Sek.; bei tiefen und hohen Tönen ist die Unterschiedsempfindlichkeit geringer.

Klangfarbe der Töne. Ein einfacher Ton heißt ein Ton, der dieselbe Schwingungsform wie ein Pendel hat. Regelmäßige Schwingungen, die nicht pendelartig sind, lassen sich als zusammengesetzt aus mehreren verschiedenen pendelartigen Schwingungen nachweisen, sind also akustisch als Gemische mehrerer einfacher Töne anzusehen. Die einfachen Töne entstehen meist nicht allein für sich, sondern sind begleitet von anderen mit ihnen entstehenden Nebentönen, die in der Regel höher sind, als der Grundton, und dann Obertöne heißen. Jeder einzelne einfache Ton des Tongemisches erregt für sich eine Tonempfindung. Dadurch entsteht eine Mischempfindung, die wir als Klangfarbe des Tones bezeichnen. Die Klangfarbe ist bei ein und demselben Grundton verschieden, je nach Zahl und Stärke der begleitenden Obertöne.

Ertönen gleichzeitig zwei Töne, deren Schwingungszahlen in einem einfachen Verhältnis (1 : 2; 2 : 3; 3 : 4; 4 : 5) zueinander stehen, so ist der entstehende Klang angenehm: **Konsonanz**; ertönen gleichzeitig Töne, deren Schwingungszahlen in einem weniger einfachen Verhältnis stehen, so ist der Klang unangenehm: **Dissonanz**.

Aus der Klangempfindung, die durch zwei oder mehrere gleichzeitig gehörte einfache Töne entsteht, lassen sich die einzelnen Komponenten getrennt voneinander heraushören. Man kann z. B. einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen. Unser Ohr ist also der Klanganalyse fähig.

Läßt man zwei in der Höhe wenig verschiedene Töne gleichzeitig erklingen, so daß in regelmäßigen Perioden von den beiden entstehenden Wellen bald Berg mit Berg, bald Berg mit Tal zusammenfallen, so hört man **Schwebungen** oder **Stöße**, d. s. periodisch an- und abschwellende Gehörempfindungen.

Ist die Differenz der Höhe der beiden Töne eine größere, so hört man noch einen dritten Ton, dessen Schwingungszahl gleich der Differenz der Schwingungszahlen jener beiden Töne ist: **Differenzton.** Auch wird manchmal ein Ton gehört, dessen Schwingungszahl gleich der Summe der Schwingungszahlen jener Töne ist: **Summationston.** Differenz- und Summationstöne zusammen nennt man Kombinationstöne.

Zwei wechselweise angegebene Töne werden noch getrennt voneinander wahrgenommen, ohne zu einem Akkorde zu verschmelzen, wenn die Dauer des einzelnen Tones dabei 0,03—0,04 Sek. beträgt; daraus folgt, daß die Abklingezeit der Tonempfindung kleiner als 0,03 Sek. sein muß.

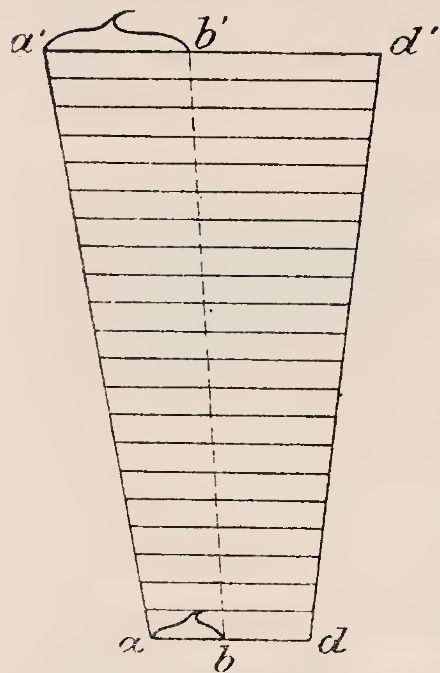


Fig. 33. Schema der abgewickelten Basilarmembran

a' d': Breite der Membran an der Kuppe, a d: an der Basis der Schnecke, a' b' und a b: Spannweite der Cortischen Bögen.

Die Wahrnehmung verschieden hoher Töne wird durch die Resonanztheorie von H e l m h o l t z so erklärt: Die Basilarmembran stellt einen Bandstreifen dar, der von der Kuppe bis zur Basis der Schnecke an Breite abnimmt (siehe Fig. 33). Das Band soll entsprechend seinem Aufbau aus Querfasern in querer Richtung stärker gespannt sein, als in der Längsrichtung, und sich bezüglich der Resonanz wie die Saiten eines Klaviers verhalten. Singt man in ein Klavier bei aufgehobenem Dämpfer einen Ton hinein, so wird durch Resonanz diejenige Saite, deren Schwingungszahl gleich der des gesungenen Tones ist, in starke Mitschwingung geraten, die übrigen bleiben fast ruhig. Ebenso schwingt beim Auftreffen eines Tones auf die Basilarmembran nur der Abschnitt der Membran in erheblichem Grade mit, dessen Schwingungszahl gleich der des Tones ist. Es werden dann nur die auf dem erheblich mitschwingenden Abschnitt befindlichen Cortischen Zellen erregt, vielleicht durch Anschlagen ihrer Härchen gegen die Membrana tectoria. Mithin werden auch nur einige Acusticusfasern gesondert von den anderen erregt. Den zugehörigen Gehirnzellen kommt als spezifische Energie (S. 198) die Empfindung der bestimmten Tonhöhe zu.

Die Resonanztheorie vermag das Entstehen der Kombinationstöne nicht einfach zu erklären, weil diese Töne gewöhnlich rein subjektiv sind;

sie lassen sich nicht objektiv nachweisen dadurch, daß sie Resonatoren in Mitschwingung versetzen. Die Anhänger der Resonanztheorie sehen den Schallleitungsapparat als Entstehungsort der Kombinationstöne an.

Nach einer anderen Theorie der Schallempfindung soll jeder Ton auf der ganzen Basilarmembran stehende Wellen erzeugen, deren Lage bei den verschiedenen Tönen verschieden ist, so daß also auch auf diese Weise von den verschiedenen Tönen verschiedene Cortische Organe erregt werden könnten.

Geräuschempfindungen kommen durch unregelmäßige Schwingungen zustande.

Dabei soll bald diese, bald jene Stelle der Basilarmembran in Mitschwingung versetzt werden. Von manchen Autoren wird übrigens die Geräuschempfindung auf Erregung der Cristae und Maculae acusticae zurückgeführt (siehe S. 240).

Die Lokalisation der Schallempfindung ist sehr unvollkommen. Zur Beurteilung der Richtung, aus der der Schall kommt, kann das Hören mit beiden Ohren dienen. Der Schall wird lokalisiert auf die Seite, auf der das stärker erregte Ohr sich befindet.

Kapitel XXIV. **Geruchs- und Geschmackssinn.**

Die Sinnesorgane für den Geruch und Geschmack befinden sich am Eingang der Wege, auf denen die Einatmungsluft und die Nahrung in den Körper gelangen; ihre adäquaten Reize sind Stoffe, die mit der Einatmungsluft und der Nahrung in die Nase und den Mund kommen, und die durch chemische Reizung jene Sinnesorgane erregen. Infolgedessen vermögen die Geruchs- und Geschmacksempfindungen uns vor der Aufnahme schädlicher Substanzen, die meist unangenehme Empfindungen hervorrufen, zu warnen, während sie uns zu der Aufnahme nützlicher Substanzen, die meist angenehme Empfindungen hervorrufen, veranlassen. Auch dient die Erregung von Geschmacks- und Geruchsnerven zur reflektorischen Anregung der Sekretion der Verdauungssäfte.

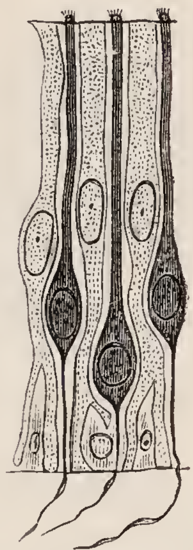


Fig. 34. Riech- und Stützzellen der Riechschleimhaut nach Henle-Merkel.

Geruchssinn.

Das Geruchsorgan in der Regio olfactoria der Nasenschleimhaut (oberste Teile der Nasenscheidewand, obere Muschel, oberer Teil der mittleren Muschel) besteht aus Stäbchen, die zwischen den Epithelzellen liegen und außen in feinen Härchen, den Riechhärchen, frei endigen (siehe Fig. 34); sie sind innen verbunden mit den Riechzellen, deren Achsenzylinder durch die Siebbeinplatte in den Bulbus olfactorius übergehen (siehe S. 194).

Adäquate Reize des Geruchsorgans sind gewisse Gase, die von vorne her durch die Nasenlöcher bei der Einatmung oder von hinten her aus der Mund- und Rachenhöhle durch die Choanen zur Regio olfactoria gelangen.

Die Reizschwelle ist für manche riechende Gase sehr niedrig; z. B. genügt zur Erregung der Geruchsempfindung von Mercaptan nur 2.10^{-9} mg.

Das Geruchsorgan ermüdet für einen Reiz sehr schnell.

Wenn das Geruchsorgan für einen bestimmten Geruch völlig erschöpft ist, so kann es doch für andere Gerüche leistungsfähig geblieben sein.

Der Geruchssinn hat eine große Zahl verschiedener Empfindungsqualitäten, die aber schwer zu klassifizieren sind. Mischgerüche kommen vor bei Einwirkung zweier oder mehrerer riechender Stoffe auf das Geruchsorgan. Manche Gerüche heben sich gegenseitig auf.

Aetzende Gase bringen Tastempfindungen in der Nasenschleimhaut hervor, welche die Geruchsempfindungen begleiten können.

Geschmackssinn.

Das Geschmacksorgan besteht aus den Geschmacksknospen, d. s. 80 µ lange und 40 µ dicke Gebilde, welche die zwischen Deck- oder Stützzellen eingelagerten schlanken spindelförmigen Schmeckzellen enthalten (siehe Fig. 35 und 36); diese ragen mit ihren äußeren zugespitzten Enden in eine

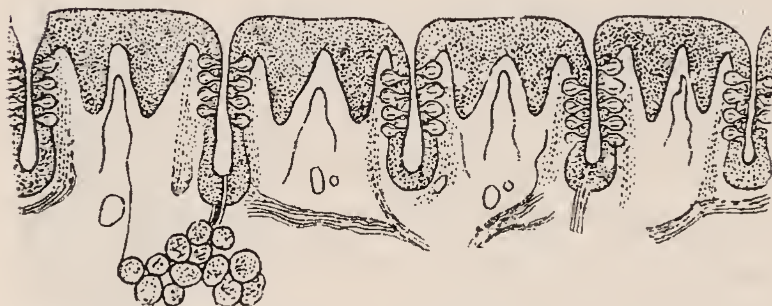


Fig. 35. Querschnitt durch Zungenpapillen mit Geschmacksknospen.

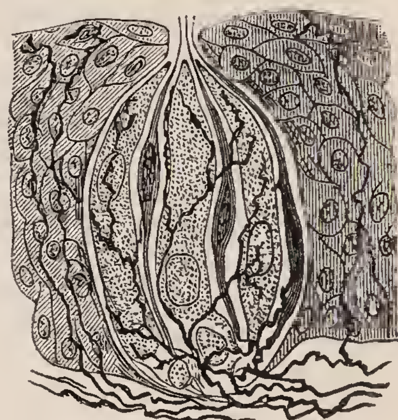


Fig. 36. Schematischer Durchschnitt einer Geschmacksknospe mit Schmeck- und Stützzellen, sowie Nerven.

grübchenartige Vertiefung des Zungenepithels und sind von den Verästelungen der zutretenden Nervenfasern umsponnen. Geschmacksknospen finden sich im Epithel der Papillae circumvallatae, foliatae und einiger fungiformes der Zunge, ferner im weichen Gaumen, in den hinteren Gaumenbögen und auf dem Kehldeckel. Die Geschmacksnerven verlaufen hauptsächlich im Glossopharyngeus und gehen teils direkt zu den hinteren Teilen des Zungenrückens, teils durch den Nervus tympanicus und den Lingualis zu den Rändern des vorderen Teils der Zunge. Auch im Trigeminus und im Vagus sollen Geschmacksnerven enthalten sein. Der vordere Teil des Zungenrückens enthält keine Geschmacksorgane.

Adäquate Reize der Geschmacksorgane sind gewisse wasserlösliche Substanzen.

Durch mechanische und thermische Reize sind die Geschmacksorgane nicht zu erregen.

Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt von der Konzentration der Lösungen ab. Für die verschiedenen schmeckenden Stoffe ist die Reizschwelle verschieden, z. B. beträgt die erforderliche Konzentration für Chininsulfat 0,0001 %, für Schwefelsäure 0,001 %, für Kochsalz 0,4 %, für Rohrzucker 1 %.

Die Empfindlichkeit der Geschmacksorgane ist in den verschiedenen Teilen der Zunge eine verschiedene.

Die Intensität der Geschmacksempfindung ist um so größer, je größer die gereizte Zungenoberfläche ist.

Die Erregung der Geschmacksempfindung wird begünstigt durch Andrücken und Reiben der Speisen gegen die Zunge.

Die vorteilhafteste Temperatur zum Schmecken liegt zwischen 10° und 35° C. Heißes und kaltes Wasser heben vorübergehend die Geschmacksempfindung auf.

Es gibt vier Qualitäten der Geschmacksempfindung:

1. bitter: bewirkt durch Bitterstoffe, Alkaloide, Bittersalz,
2. sauer: „ „ Säuren,
3. salzig: „ „ manche Neutralsalze,
4. süß: „ „ Zucker, mehrwertige Alkohole, Saccharin, Chloroform u. s. w.

Auch Mischempfindungen zweier oder mehrerer Geschmacksqualitäten kommen vor. Manche Geschmacksqualitäten heben sich gegenseitig auf, z. B. „süß“ und „salzig“.

Durch Kokaïn wird der Geschmackssinn besonders für „bitter“, durch die Gymnemasäure für „süß“ und „bitter“ aufgehoben.

Die Geschmacksempfindung wird oft begleitet von Tastempfindungen („herber Geschmack“) und Geruchsempfindungen („Geschmack des Weinbuketts“). Zur Prüfung der Geschmacksempfindungen muß daher die Nase zugehalten werden. Auch der sogenannte „alkalische“ und der „metallische“ Geschmack sollen auf Geruchsempfindungen beruhen.

Kapitel XXV. **Die Sinnesorgane der Haut.**

Die Hautsinnesorgane ermöglichen uns die Wahrnehmung gewisser äußerer Einwirkungen auf unsere Körperoberfläche.

Die hier abzuhandelnden Sinnesorgane finden sich hauptsächlich in der äußeren Haut, erstrecken sich aber auch noch über einen Teil der an die Haut angrenzenden Schleimhäute von Mund, Rachen, Nase, Conjunctiva, After, Scheide und Urethra.

Die Organe des Hautsinns sind die Endigungen sensibler Nerven in der Haut. Diese Endigungen sind folgende:

1. Freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen.

2. Nervenkränze der Haare, d. s. Nervengeflechte, welche die Haarbälge dicht unter der Mündung der Talgdrüsen umgeben.

3. Tastzellen, d. s. Zellen in den tiefsten Schichten der Epidermis und den angrenzenden Schichten der Lederhaut, an welche sich marklose Nervenfasern anlegen.

4. Endkolben, d. s. zylindrische oder ovale Körperchen, bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit feinkörniger oder aus Zellen zusammengesetzter Innensubstanz, in der die hinzutretenden Nervenfasern, mehr oder weniger in Fibrillengeflechten verzweigt, endigen. Hierher gehören:

a) Meißners Tastkörperchen, ovale, quergestreifte Gebilde.
b) Krauses Endkolben, zylinderförmige Gebilde.
c) Nervenknäuel oder Genitalnervenkörperchen, ovale, nicht quergestreifte Körperchen.
d) Ruffinische Endkolben, von zylindrischer Gestalt, großen Dimensionen und von tiefer Lage.
e) Vater-Pacinische Körperchen, ovale Gebilde, deren Hülle aus einer großen Zahl ineinander geschachtelter Lamellen besteht.

1. Die Qualitäten des Hautsinns.

Es gibt vier Qualitäten von Hautsinnesempfindungen, nämlich Tast-, Warm-, Kalt- und Schmerzempfindung.

Die verschiedenen Qualitäten sind in verschiedenen Punkten der Haut lokalisiert. Es gibt Punkte, deren isolierte Erregung nur Tastempfindung auslöst, sogenannte Tastpunkte; ferner gibt es davon unterscheidbare Warmpunkte, Kaltpunkte, Schmerzpunkte.

Die vier Arten von Sinnespunkten sind nicht auf der ganzen Körperoberfläche gleichmäßig verteilt. Manche von ihnen fehlen an einigen Stellen. Z. B. enthält die Mitte der Cornea nur Schmerzpunkte, keine Tast-, Warm- und Kaltpunkte. Der Rand der Cornea und die Conjunctiva bulbi enthalten Schmerz- und Kaltpunkte, dagegen keine Warm- und Tastpunkte, ebenso die Glans penis. Dagegen ist ein Teil der Wangenschleimhaut frei von Schmerzpunkten.

Da, wo die vier Sinnespunkte alle zusammen vorkommen, finden sich im Mittel 3 Warmpunkte, 15 Kaltpunkte, 25 Tastpunkte, 100—200 Schmerzpunkte auf 1 cm^2 Hautfläche.

Das Kind wird mit der vollen Ausstattung an Hautsinnesnerven geboren, deren Endapparate daher hier viel dichter liegen als beim Erwachsenen. Hautnarben enthalten in der Regel nicht mehr die Hautsinnesapparate, ausgenommen die Schmerzpunkte.

a) Die Tastempfindung.

Adäquater Reiz für die Tastsinnesorgane ist ein auf die Haut ausgeübter Druck. Ueber die Art der Erregung der Nervenendigungen durch den Druck ist nichts Sicheres bekannt. Erregung der Tastapparate findet nur da statt, wo gedrückte und nicht gedrückte Hautstellen aneinander grenzen, wo also ein Druckgefälle existiert.

Taucht man z. B. einen Finger in Quecksilber, so hat man an den tief eingetauchten Hautstellen keine Tastempfindung, wohl aber in dem Kreis, der an der Grenze zwischen Quecksilber und Luft liegt.

Ebenso wie durch Druck kann auch durch einen an der Haut ausgeübten Zug Tastempfindung ausgelöst werden. Wird der Zug an einer sehr kleinen Hautfläche, etwa nur an einem Tastpunkt ausgeübt, so ist die entstandene Tastempfindung gleich der durch Druck bewirkten. Erst bei Reizung größerer Flächen können wir Druck und Zug unterscheiden.

Die Organe für den Tastsinn sind die Haarnervenkränze und die Meißnerschen Körperchen, aus folgenden Gründen:

1. An behaarten Körperstellen liegt dicht neben der Austrittsstelle jeden Haares ein Tastpunkt. Das Haar dient als Tastapparat; es stellt einen zweiarmigen Hebel dar, dessen kurzer Arm in der Haut von den Nervenendigungen umgeben ist, während der lange Arm dem Reiz zum Angriff dient.

2. An unbehaarten Körperstellen entsprechen die Tastpunkte der Verteilung der Meißnerschen Körperchen.

Die Zahl der Tastpunkte ist an verschiedenen Hautstellen verschieden. Auf dem Handteller kommen 40—50 auf 1 cm^2.

Die Reizschwelle für den Tastsinn, d. i. der geringste zur Auslösung einer Tastempfindung nötige Druck, hängt ab:

1. von dem Reizorte. Am empfindlichsten sind Lippen, Fingerspitzen und Stirn. Für die Fingerspitze wird bei Reizung einer Fläche von 1 mm^2 die Reizschwelle zu 0,03 g Belastung angegeben. Am wenigsten empfindlich sind Hautstellen mit dicker Epidermis, z. B. die Schwielen der Fußsohle.

2. von der Größe der gereizten Fläche.

Mit wachsender Reizfläche nimmt die Reizschwelle zuerst schnell ab, dann wieder langsam zu.

3. von der Geschwindigkeit der Reizeinwirkung.

Die Reizschwelle ist bis zu einer gewissen Grenze um so kleiner, je schneller der Druck auf die Haut ausgeübt wird. Bei dauernder Einwirkung eines Tastreizes nimmt die Intensität der Tastempfindung bald ab.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für zwei verschieden große Tastreize entspricht bei mittleren Belastungen dem Weberschen Gesetze (siehe S. 199); die Unterschiedsschwelle beträgt hier etwa $^1/_{24}$ des einwirkenden Gewichts, d. h. man kann zwei Gewichte noch als verschieden schwer erkennen, wenn sie sich verhalten wie 23 : 24. Für sehr geringe und sehr große Tastreize soll das Webersche Gesetz nicht gelten.

Die Tastempfindung klingt sehr schnell an und ab. Man kann daher 500 einzelne Tastreizungen in der Sekunde noch gesondert voneinander unterscheiden.

b) und c) **Die Warm- und die Kaltempfindung.**

Sie entstehen entweder, wenn bei gleichbleibender Wärmeabgabe von der Hautoberfläche die Wärmezufuhr zur Haut vermehrt oder vermindert wird, oder wenn bei gleicher Wärmezufuhr die Abgabe vermindert oder vermehrt wird. Letzteres ist der Fall bei Berührung der Haut mit warmen oder kalten Körpern. Adäquate Reize des Wärme- und Kältesinnes sind demnach hauptsächlich Veränderungen der Hauttemperatur, weniger bleibende höhere oder niedrigere Temperaturen.

Indifferenzpunkt heißt die Temperatur, bei der weder die Kälte- noch die Wärmesinnesorgane erregt werden. Die Lage des Indifferenzpunktes ist veränderlich, weil die Temperatursinnesorgane sich an verschiedene Temperaturen adaptieren können. Je nach Lage des Indifferenzpunktes kann ein und dieselbe Temperatur bald kalt, bald warm, bald indifferent erscheinen. Die mit Kleidern bedeckte Rückenhaut hat einen Indifferenzpunkt von 32° C.

Eine paradoxe Kaltempfindung kann unter Umständen auftreten bei Berührung eines Kaltpunkts mit einem heißen Gegenstand. Gleichzeitige Reizung von Warm- und Kaltpunkten bewirkt die Empfindung „heiß“.

Als Organe für den Kältesinn dienen wahrscheinlich die Krauseschen Endkolben, für den Wärmesinn die Ruffinischen Nervenendigungen.

Die Temperaturempfindung ist um so intensiver, je stärker die Temperaturänderung ist, je schneller sie eintritt, und je größer die betroffene Hautfläche ist.

Besonders temperaturempfindlich ist die Haut des Gesichts und des Rumpfes, weniger die der Extremitäten.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für Temperaturdifferenzen ist am größten bei Berühren der Haut mit Körpern, deren Temperatur zwischen 27° und 33° C. liegt. Man kann dabei noch Temperaturdifferenzen von 0,05° unterscheiden. Für höhere und niedrigere Temperaturen ist das Unterscheidungsvermögen geringer.

d) **Die Schmerzempfindung.**

Die Erregung der Schmerzpunkte kann durch verschiedenartige Reize hervorgebracht werden. Druck- und Temperaturreize müssen, um Schmerzpunkte zu erregen, sehr viel größer sein, als um Tast- und Temperaturpunkte zu erregen.

Die Sinnesorgane für den Schmerzsinn sind wahrscheinlich die freien Nervenendigungen in der Epidermis. In der Mitte der Cornea, die nur Schmerzpunkte enthält, finden sich nur freie Nervenendigungen.

Die Schmerzempfindung klingt langsamer an und ab, als die Tast- und Temperaturempfindung. Bei kurzdauernder Reizung tritt daher die Schmerzempfindung erst nach der Tast- oder Temperaturempfindung auf. Man kann die von schnell aufeinander folgenden

Reizen ausgelösten Schmerzempfindungen nicht mehr gesondert voneinander unterscheiden, wenn mehr als 20 Reize in 1 Sekunde einwirken.

Die Schmerzempfindung ist oft kombiniert mit Tast- oder mit Temperaturempfindungen; in letzterem Falle entstehen die Empfindungen „schneidend kalt“ oder „brennend heiß“.

2. Lokalisation der Empfindungen in der Haut.

Die vom Hautsinn herrührenden Empfindungen werden lokalisiert in die Haut. Wir vermögen auf Grund dessen den gereizten Ort anzugeben.

Das Lokalisationsvermögen ist bisher hauptsächlich für den Tastsinn untersucht worden. Als Maß dieses Lokalisationsvermögens dient die Raumschwelle, d. i. der kleinste Abstand zweier gereizter Hautpunkte, bei dem die Tastempfindungen noch unterschieden werden können.

Die Raumschwelle fällt verschieden aus, je nachdem man die beiden Hautpunkte gleichzeitig oder nacheinander reizt.

Die Raumschwelle bei Simultanreizung oder die Simultanschwelle ist in verschiedenen Hautbezirken verschieden; sie beträgt

an der Zungenspitze	1	mm,	an der Stirn	22	mm
„ „ Fingerkuppe	2	„	am Handrücken	31	„
„ „ Lippe . .	4,5	„	am Oberarm u. Oberschenkel	68	„

Die Raumschwelle bei Successivreizung oder die Successivschwelle ist viel kleiner als die Simultanschwelle; sie ist gleich dem Abstand der einzelnen Tastpunkte voneinander. Für Successivreizung hat also jeder einzelne Tastpunkt sein besonderes Lokalzeichen.

Die Successivschwelle ist jedoch größer, wenn nicht bloß angegeben werden soll, ob der zweite Reiz überhaupt an einem anderen Orte wirkt als der erste, sondern wenn auch die Richtung, in der der zweite Reizort vom ersten aus liegt, erkannt werden soll.

Empfindungskreis heißt ein Hautbezirk, innerhalb dessen zwei gleichzeitig gereizte Punkte nicht mehr getrennt voneinander wahrgenommen werden. Die Empfindungskreise sind keine festen anatomischen Größen, sondern sie beruhen wahrscheinlich auf zentraler Irradiation der Erregung.

Kapitel XXVI. Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindung.

1. Funktion der Maculae und Cristae acusticae.

Im hinteren Teil des inneren Ohrs befinden sich die drei halbkreisförmigen Bogengänge, Canales semicirculares, deren jeder mit beiden Enden im Vestibulum mündet und nahe einer Mündung eine Erweiterung, Ampulle, besitzt. Der seitliche Bogengang liegt in einer horizontalen Ebene, der obere und der hintere stehen in vertikalen Ebenen, und zwar ist die Ebene des oberen von vorne außen nach hinten innen, die des hinteren von vorne innen nach hinten außen gerichtet. Die drei Ebenen, in denen die Bogengänge liegen, stehen aufeinander senkrecht; ferner liegt die Ebene des oberen Bogenganges der einen Seite parallel der des hinteren der anderen Seite.

Die Bogengänge und das Vestibulum sind mit dem häutigen Labyrinth (siehe S. 229 und Fig. 31) ausgekleidet. Die Wand des häutigen Labyrinths ist verdickt an je einer Stelle im Utriculus und Sacculus (Maculae acusticae utriculi et sacculi), und an einer Leiste in jeder Ampulle (Cristae acusticae). Die Epithelzellen, die die Innenwand des häutigen Labyrinths auskleiden, sind an den Maculae und Cristae umgebildet zu Haarzellen, deren Haare, durch eine gelatinöse Masse zusammengehalten, in das Innere des häutigen Labyrinths hineinragen. Diese Haarzellen sind mit Fasern des Nervus vestibularis und zweier kleineren Zweige des Acusticus verbunden.

Jeder Macula liegt eine gallertige Membran auf, deren Oberfläche die kleinen Otolithen, aus kohlensaurem Kalk bestehend, trägt.

Die Acusticusfasern, die zu den Maculae und Cristae acusticae gehen, sind nicht Hörnerven, sondern sie dienen für die Wahrnehmung der Haltung und Bewegung des Kopfes. Ihr Neuroepithel wird mechanisch gereizt, und zwar das Neuroepithel der Maculae durch den Zug, den die Otolithen ausüben, das Neuroepithel der Cristae dagegen durch Flüssigkeitsverschiebungen in der Endolymphe, die bei Kopfdrehungen entstehen.

Die Gleitrichtung der Otolithen soll bei den beiden Otolithenorganen verschieden sein; der Otolith des Sacculus soll in vertikaler, der des Utriculus in horizontaler Richtung von vorn innen nach hinten außen gleiten. Der zur Erregung des Maculaepithels notwendige Zug wird hervorgebracht entweder durch die Schwere des Otolithen, oder bei geradlinigen Bewegungen des Kopfes durch das Zurückbleiben des Otolithen infolge seiner Trägheit.

Die zur Erregung des Cristaepithels nötige Flüssigkeitsverschiebung wird durch das Zurückbleiben der Flüssigkeit infolge ihrer Trägheit bei den Kopfdrehungen bewirkt.

Wegen der verschiedenen Gleitrichtung der Otolithen und der verschiedenen Lage der Bogengangebenen, die den drei Richtungen des Raumes entspricht, werden bei verschiedener Stellung resp. Bewegung des Kopfes verschiedene Nervenendigungen erregt.

Von den Bogengängen und Otolithenorganen aus werden zum Teil diejenigen reflektorischen koordinierten und kompensatorischen Bewegungen ausgelöst, die zur Erhaltung der normalen Kopfstellung und

des Körpergleichgewichts dienen. Auch kompensatorische Augenbewegungen (S. 188) werden von diesen Organen ausgelöst.

Zerstörung dieser Organe bei Tieren hat Störungen in der normalen Haltung und Bewegung des Kopfes und des ganzen Körpers (Zwangshaltungen und -bewegungen) zur Folge; ferner tritt Abschwächung des Tonus der Skelettmuskeln auf. Reizung eines Bogenganges hat Kopfdrehung in der Richtung der Ebene des betreffenden Bogenganges zur Folge.

Bei Taubstummen, bei denen oft die Bogengänge und Otolithenorgane mit erkrankt sind, fehlen auch oft manche kompensatorischen Bewegungen.

Abnorme Reizung der Otolithenorgane und Bogengänge bewirkt Schwindelerscheinungen. In dieser Weise kommt auch die Seekrankheit zustande. Tiere, denen diese Organe entfernt sind, werden nicht mehr seekrank. Auch bei vielen Taubstummen bleiben diese Schwindelerscheinungen aus.

2. Gelenk- und Sehnensensibilität.

Die Gelenkenden der Knochen und die Gelenkkapseln haben Sinnesorgane, die den Tastsinnesorganen der Haut verwandt sind, und die durch Druck bzw. Zug gereizt werden. Da dieser Druck bzw. Zug abhängt von der Lage der Knochen zueinander, so vermögen die Gelenksinnesapparate Empfindungen zu liefern, die uns über die Stellung und Bewegung der Glieder orientieren.

Die Endigungen der zentripetalen Nerven, welche diese Empfindungen vermitteln, sind den Vater-Pacinischen Körperchen ähnlich gebaut.

Zur Orientierung über die Widerstände, die sich einer Bewegung entgegenstellen, dienen die Empfindungen der Muskelspannung. Diese kommen zustande durch Reizung der sensiblen Nervenendigungen in den Sehnen der Muskeln (Sehnenspindeln, Vater-Pacinische Körperchen).

Die in den Muskeln selbst endigenden sensiblen Nerven dagegen vermitteln Empfindungen, die über den Grad der Leistungsfähigkeit der Muskeln Aufschluß geben (Ermüdungsempfindung, siehe unten).

Die Empfindung der Muskelspannung ermöglicht uns, das Gewicht gehobener Gegenstände zu schätzen. Die Sehnensensibilität ist zu messen durch die Bestimmung der Genauigkeit, mit der gehobene Gewichte geschätzt werden.

Von manchen Autoren wird angenommen, daß die Empfindung der Muskelanstrengung dadurch zustande kommt, daß der Grad der Innervationsstärke der motorischen Nerven in den Zentralorganen uns direkt zum Bewußtsein gelangt.

Die zentripetalen Nerven der Sehnen und Gelenke vermitteln auch reflektorisch koordinierte und kompensatorische Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts. Es treten Störungen in diesen Bewegungen ein, wenn jene zentripetalen Bahnen leitungsunfähig geworden sind, z. B. bei Rückenmarkschwindsucht (siehe S. 176 und 187).

Anhang. Organempfindungen.

Die Organempfindungen sind Empfindungen, welche dadurch entstehen, daß durch innere Vorgänge die in den Organen befindlichen sensiblen Nerven gereizt werden. Diese Empfindungen sind meist von unbestimmtem Charakter; über sie ist noch wenig Sicheres auszusagen; ihr Verständnis ist erschwert dadurch, daß sie vielfach von starken Gefühlen (Gefühl der Lust und Unlust) begleitet sind, durch die ihre Qualität verdeckt wird. Man bezeichnet sie als **„Gemeingefühle"** oder „Gemeinempfindungen". Hierher gehören z. B. Hunger, Durst, Schauder, Müdigkeit, Wohlbehagen, Unbehagen, Schwindel, Wollust.

Die zentripetalen Nerven für die Organempfindungen verlaufen zum Teil im Sympathikus (siehe S. 198).

Von besonderem physiologischen Interesse sind unter diesen Organempfindungen Hunger und Durst, weil sie die Veranlassung zur Aufnahme fester und flüssiger Nahrung geben.

Hungerempfindung ist die Empfindung einer Leere des Verdauungskanals, die bei Anfüllung des Magens selbst mit unverdaulichen Substanzen wieder verschwindet. Bei der Erregung der Hungerempfindung scheinen demnach wesentlich die sensiblen Nerven des Magens und des Darmes beteiligt zu sein. Bei langdauerndem Hunger tritt allerdings noch eine undefinierbare Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfnis ein.

Durst ist eine Empfindung von Trockenheit im Rachen, die verschwindet, wenn man die Gaumen- und Rachenschleimhaut befeuchtet. Die Durstempfindung ist demnach dadurch bedingt, daß sensible Nerven dieser Schleimhaut durch Austrocknen erregt werden.

Zu den Organempfindungen gehören auch die Schmerzempfindungen, die von inneren Organen ausgehen können. Die Lokalisation des Schmerzes in den inneren Organen ist sehr unvollkommen.

---

3. Teil. Fortpflanzung und Entwicklung.

Kapitel XXVII. Die Zeugung.

Durch **Urzeugung** (Generatio aequivoca), d. i. Entstehung lebendiger Substanz aus lebloser Materie, müssen zwar die ersten Lebewesen entstanden sein; gegenwärtig kommt aber Urzeugung, soviel bekannt, nicht mehr vor, sondern nur Zeugung durch **Fortpflanzung,** bei der neue Lebewesen aus abgetrennten Teilen schon bestehender Lebewesen sich entwickeln.

Die Fortpflanzung kann sein:

a) eine **ungeschlechtliche** (Zeugung durch Teilung, Knospung, Sporenbildung); hierbei entwickelt sich ein abgetrenntes Stück eines Lebewesens zu einem neuen Individuum;

b) eine **geschlechtliche,** bei der zwei geschlechtlich differenzierte Zellen (das Ei und die Samenzelle) sich vereinigen und zusammen zu einem neuen Lebewesen sich entwickeln. Die beiden Geschlechtszellen entstammen entweder nur einem Individuum oder zwei geschlechtlich verschiedenen Individuen.

Der Mensch pflanzt sich fort durch geschlechtliche Zeugung, indem sich die vom Weibe gelieferte Eizelle mit der dem Manne entstammenden Samenzelle vereinigt und zu einem neuen Individuum entwickelt.

§ 1. Die männlichen Geschlechtsprodukte, der Samen.

Der **Samen** ist eine zähe, weißlich trübe, eigentümlich riechende, neutral oder alkalisch reagierende Flüssigkeit, in der die Samenfäden oder Spermatozoën suspendiert sind.

Der Samen enthält 10% Trockensubstanz, darunter hauptsächlich Eiweißstoffe, besonders Mucin, ferner Lecithin, Cholesterin, Fette, Salze und schließlich das Spermin, C_2H_5N, eine Base, die im Samen als phosphorsaures Salz vorhanden ist und beim Eintrocknen des Samens kristallinisch ausfällt.

Die Spermatozoën enthalten die gewöhnlichen Bestandteile kernreicher Zellen: Eiweiß, Nucleoproteïde, Nucleïn, Purinbasen, Kaliumphosphat. 1 mm^3 Samen enthält ungefähr 60 000 Spermatozoën.

Die **Spermatozoën** sind Zellen, die aus dem birnförmigen Kopf, dem stäbchenförmigen Mittelstück und dem fadenförmigen Schwanz bestehen. Der Samenfaden des Menschen ist 0,05 mm lang. Die

Zellen sind protoplasmaarm, der Kopf ist der Kern, das Mittelstück ist das Centrosom, der Schwanz das Protoplasma.

Die Samenfäden bewegen sich durch die schlängelnde Bewegung des Schwanzes, wobei sie zugleich Drehungen um ihre Längsachse ausführen. Die Bewegungsgeschwindigkeit beträgt etwa 0,1 mm in 1 Sekunde. Die Bewegung der Samenfäden ist am kräftigsten gleich nach der Entleerung des Samens. Sie wird begünstigt durch schwach alkalische Reaktion. Stark alkalische, sowie saure Reaktion hemmen die Bewegung. In dem Prostatasekret erhalten sich die Samenfäden sehr lange beweglich.

Die Bildung der Spermatozoën erfolgt in den gewundenen Kanälchen der Hoden. Gewisse Zellen der Wandung dieser Kanälchen vermehren sich durch Zellteilung; die neugebildeten Zellen lösen sich los und wandeln sich in die Spermatozoën um. Im Hoden und Nebenhoden wird zugleich auch Flüssigkeit gebildet, in der die Spermatozoën suspendiert sind. Der im Hoden gebildete Samen gelangt in die Samenleiter, wo er sich ansammelt. Bei der Ejakulation mischen sich ihm die Sekrete der Drüsen des Samenleiters, der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen bei. Ueber die Sekretion in diesen Drüsen, sowie über die Beschaffenheit und Bedeutung der einzelnen Sekrete ist kaum etwas bekannt.

Die Entleerung des Samens erfolgt in der Weise, daß während der Erektion durch Muskeltätigkeit der Samen aus den Samenleitern und der Harnröhre ausgetrieben wird.

Bei der **Erektion** füllen sich die Blutgefäße des Penis stark an. Die Anfüllung der Blutgefäße kommt dadurch zustande, daß der Zufluß des Blutes gesteigert wird durch Erweiterung der zuführenden Arterien. Diese Erweiterung wird bewirkt durch vasodilatatorische Nerven, die Nervi erigentes (siehe S. 48).

Vielleicht wird dabei auch der Abfluß des Blutes gehemmt durch Kompression der Venae profundae penis. Die Kompression dieser Venen geschieht durch Kontraktion der Musculi transversus perinei, ischio-cavernosus und bulbo-cavernosus.

Das nervöse Zentrum, von dem aus die Erektion bewirkt wird, liegt im Lendenmark. Es kann erregt werden einmal reflektorisch durch Reizung sensibler Nerven des Penis, zweitens aber auch vom Großhirn aus (bei sinnlichen Vorstellungen).

Die **Ejakulation** erfolgt dadurch, daß der Samen, nachdem er durch Kontraktionen der Muskeln der Samenleiter und Samenblasen in die Harnröhre getrieben ist, durch rhythmische Kontraktionen der Musculi bulbo-cavernosus und ischio-cavernosus aus der Harnröhre entleert wird. Der Ejakulationsakt kommt reflektorisch zustande nach Reizung der sensiblen Nerven der Glans penis. Das Zentrum für den Ejakulationsakt liegt im Lendenmark.

Bei einer Ejakulation werden 1—5 cm^3 Samen entleert.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsprodukte, das Ei.

Die weibliche Keimzelle oder das Ei ist eine runde Zelle von etwa 0,2 mm Durchmesser; ihr Protoplasma wird Dotter, ihr Kern Keimbläschen genannt. Das Ei ist umhüllt von einer Membran, der Zona pellucida. An dem Eidotter unterscheidet man:

1. das eigentliche Protoplasma oder den Bildungsdotter,
2. das Deutoplasma oder den Nahrungsdotter, der nur als Nährmaterial dient und in Form von Kugeln, den Dotterkörnern, dem Protoplasma des Eies eingelagert ist.

Der Eikern ist hell und doppelt konturiert; er schließt den Keimfleck als Kernkörperchen ein. Die Eihaut erscheint radiär gestreift.

Die Eier finden sich im Eierstock in den Graafschen Follikeln, d. s. Blasen, die im reifen Zustand 10—15 mm Durchmesser haben, und die in das bindegewebige Stroma des Eierstockes, umgeben von einer gefäßhaltigen Kapsel, eingebettet sind. Die innere Wand dieser Kapsel wird von mehrschichtigem Epithel ausgekleidet. Das Epithel findet sich an einer Stelle zu einem größeren Zellhaufen entwickelt, in dessen Mitte das Ei liegt. Der Follikel ist gefüllt mit gelblicher eiweißhaltiger Flüssigkeit.

Die Graafschen Follikel entstehen in folgender Weise: Die Oberfläche des Eierstocks ist mit Zylinderepithel, dem Keimepithel überzogen, das auch die schlauchförmigen Einstülpungen der Ovarialoberfläche auskleidet. Diese Einstülpungen wachsen in die Tiefe und werden durch das Ovarialstroma abgeschnürt. Die abgeschnürten Schläuche entwickeln sich zu den Follikeln. Im Keimepithel finden sich schon die runden Eizellen, die mit dem Epithel der Schläuche in die Tiefe wachsen. Die erste Anlage der Follikel erfolgt schon beim Embryo. Bei ihrer Reifung rücken sie aus der Tiefe des Stroma gegen die Oberfläche des Eierstocks vor.

Die Lösung des Eies oder die **Ovulation** geschieht durch Bersten des reifen Graafschen Follikels. Es nimmt dabei die Wandspannung des Follikels durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so zu, daß die Wand platzt.

Die Stelle des Ovariums, an der der Follikel gesessen hat, bildet sich zum Corpus luteum um. Ueber die innere Sekretion des Ovariums und des Corpus luteum siehe S. 116.

Das Ei gelangt dann in den Anfangsteil der Tuben und wird vom Flimmerepithel durch die Tuben in den Uterus befördert.

Beim Menschen tritt die Eilösung in regelmäßigen 4wöchentlichen Perioden auf. Neben der Eilösung erfolgt die Menstruation, d. i. eine mehrtägige kapilläre Blutung der Uterinschleimhaut. Der Blutung geht eine Auflockerung der Schleimhaut voraus. Ueber das Verhältnis von Ovulation und Menstruation zueinander ist nichts Sicheres bekannt.

Bei einer Menstruation werden 100—200 g Blut entleert. Das entleerte Blut ist mit Schleim vermischt und enthält auch abgestoßene Epithelien des Uterus und der Scheide.

Der Befruchtung geht voraus eine Veränderung des Eies, die man als Eireife bezeichnet. Es rückt dabei der Eikern nahe an die Eimembran und teilt sich durch indirekte Kernteilung in zwei Kerne. Der eine von den beiden neugebildeten Kernen wird durch die Eimembran hindurch nach außen ausgestoßen; er heißt Richtungskörper. Dann erfolgt nochmals eine Kernteilung und die Ausstoßung eines zweiten Richtungskörpers. Der nun bleibende Kern rückt wieder in die Mitte des Eies. Er wird weiblicher Vorkern genannt.

§ 3. Die Befruchtung.

Die beim Begattungsakt in die weibliche Scheide entleerten Spermatozoën wandern durch den Uterus und die Eileiter in den Tubentrichter. Diese Bewegung erfolgt aktiv und zwar entgegengesetzt der Bewegungsrichtung, in der das Flimmerepithel die Samenfäden zu bewegen sucht.

Nach der Eilösung erfolgt die Befruchtung im Tubentrichter, indem eines der Spermatozoën durch die Eimembran in das Ei eintritt. Sein Schwanz verschwindet. Der Kopf wird zu dem männlichen Vorkern. Der weibliche und der männliche Vorkern nehmen alsdann erheblich an Größe zu und wandern aufeinander zu. Nach Verlust der Kernmembran zerfällt der Kernfaden jedes Kernes in eine Anzahl schleifenartiger Stücke. Diese Kernfadenstücke vermischen sich. Aus der so vereinigten Ei- und Samenzelle entwickelt sich durch Kern- und Zellteilung, sowie Zelldifferenzierung das neue Individuum.

Während unbefruchtete Eier bald zugrunde gehen, wird das befruchtete Ei, das in etwa 8 Tagen durch die Tuben in den Uterus gelangt, dort festgehalten. Es senkt sich in eine Grube der Uterusschleimhaut, welche sich stark verdickt. Die Wände der Grube verwachsen mit der Eimembran und überwuchern das Ei. Die mit der Eimembran verwachsene Stelle der Uterusschleimhaut bildet später die Placenta.

Kapitel XXVIII. Physiologie des Embryo.

§ 1. Stoffwechsel des Embryo.

a) Die Blutbewegung.

Für das Verständnis der Blutbewegung des Embryo ist folgendes aus der Entwicklungsgeschichte der Eihäute vorauszuschicken (siehe auch Fig. 37).

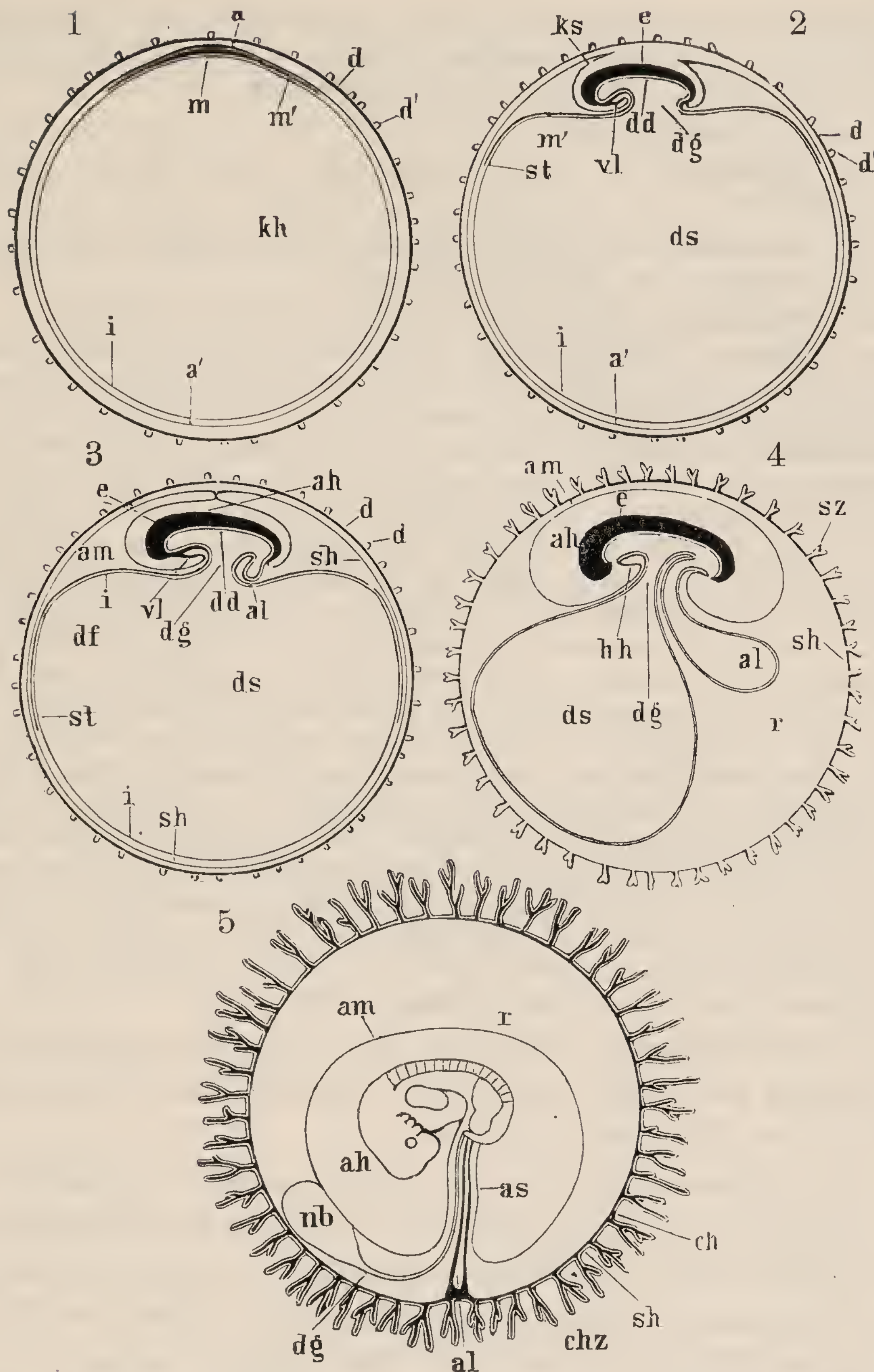


Fig. 37. Entwicklung der Eihüllen des Säugetieres (nach Kölliker).
1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryoanlage.
2. Bildung des Dottersacks und des Amnions.
3. Vereinigung der Amnionfalten zum Amnionsack. Bildung der Allantois.
4. Verkleinerung des Dottersacks, Wachsen der Allantois. Bildung der Mund- und Afteröffnung.
5. Rückbildung des Dottersacks, Allantois mit Chorion verwachsen, Vergrößerung der Amnionhöhle.
d: Zona pellucida. d': Zotte derselben. sh: Seröse Hülle. sz: Zotten. ch: Chorion. chz: Chorionzotten. am: Amnion. ks: Kopfscheide des Amnions. ah: Amnionhöhle. as: Nabelstrang mit Amnionscheide. aa': Ektoblast. i: Entoblast. mm': Mesoblast. dd: Embryonaler Teil des Entoblastes (Darmdrüsenblatt). df: Area vasculosa. st: Sinus terminalis. kh: Keimblasenhöhle. ds: Dottersack. dg: Dottergang. al: Allantois. e: Embryo. r: Raum zwischen Chorion und Amnion. vl: Ventrale Leibeswand. hh: Herzhöhle. nb: Nabelbläschen.

Die befruchtete Eizelle teilt sich in viele Zellen, die nacheinander in drei Zellschichten sich der Eimembran anlegen und eine Höhle in der Mitte des Eies übrig lassen. So entsteht die **Keimblase.**

Die drei Schichten sind:

1. der **Ektoblast,** aus dem Nervensystem, sowie Haut- und Sinnesepithel entstehen;

2. der **Entoblast,** aus dem die Epithelien des Darms und seiner Ausstülpungen (Lungen und Drüsen) entstehen;

3. der **Mesoblast,** aus dem alle übrigen Gewebe entstehen.

Eine verdickte, biskuitförmige Stelle der Keimblasenwand, die **Keimscheibe,** krümmt sich an ihrem Rande einwärts und schnürt so einen Teil der Keimblase, die embryonale Darmhöhle, von dem übrigen Teile, das ist dem **Dottersacke** ab; die Verbindung zwischen beiden Höhlen heißt Dottergang (dg, Fig. 37). Der Ektoblast soll sich in einer Falte über der einwärts gekrümmten Keimscheibe zusammenlegen; das innere Blatt dieser Falte soll über dem aus der Keimscheibe hervorgehenden Embryo zusammenwachsen und dadurch, daß es sich von der Keimblasenwand abschnürt, die Schafhaut oder das **Amnion** bilden, welches am Nabel in die Haut des Embryo übergeht. Nach einer anderen Auffassung bildet sich das Amnion durch eine Spaltbildung im Ektoblast. Das äußere Blatt des Ektoblastes legt sich an die Zona pellucida an und bildet mit dieser die seröse Hülle, später **Chorion** genannt. Auf der Oberfläche des Chorions entstehen zottenartige Auswüchse, die mit der Uterusschleimhaut verwachsen. Aus dem hinteren Teil der embryonalen Darmhöhle wächst eine schlauchförmige Ausstülpung, die **Allantois** oder der Harnsack in den Raum zwischen Dottersack und Chorion vor, deren innerer (im Embryo gelegener) Teil zur Harnblase wird. Der Allantoisschlauch verlängert sich nach außen, bis er in der 3. Woche das Chorion erreicht, er legt sich dann dem Chorion an und bildet mit ihm zusammen die **Placenta.** Das Lumen der Allantois verschwindet; sie wird zu einem Strang, der aus Schleimgewebe besteht und **Nabelstrang** heißt.

Bei der Erörterung der Lehre vom embryonalen Kreislauf sind zwei Perioden zu unterscheiden: 1. die Zeit des Dotterkreislaufs, 2. die Zeit des Placentarkreislaufs.

1. **Der Dotterkreislauf.** Die erste Anlage der Gefäße erfolgt in der Umgebung der Keimscheibe. Aus Zellen des Mesoblastes entsteht hier eine Randvene (Sinus terminalis), von der die Blutgefäße in den embryonalen Körper hineinsprossen. Von der Wand der Vene aus wachsen Zellstränge in den Embryo hinein, die anastomosieren, und die hohl werden unter Bildung von Interzellularräumen, welche sich mit Interzellularflüssigkeit füllen. Das Herz entsteht aus zwei symmetrischen, in der Kopfdarmhöhle sich bildenden Gefäßrohren, den primitiven Aorten, die in der Mitte zusammenwachsen zu einem Schlauch. Aus diesem Herzschlauch entwickelt sich das Herz, indem derselbe durch S-förmige Krümmung sich teilt in Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus. Durch eine Scheidewand, die in dem Herzschlauch entsteht, wird das rechte und das linke Herz gebildet. Aus dem Herzen gehen ursprünglich zwei Aortenbogen hervor, welche die Arteriae omphalo-

mesentericae abgeben. Die Zweige der letzteren führen durch die Keimscheibe zur Randvene, während umgekehrt aus der Randvene Venen zum Herzen zurückführen. Der so entstandene Gefäßhof heißt Area vasculosa. Das Herz fängt gleich nach seiner Anlage als Schlauch an, rhythmisch zu schlagen, so daß die Blutflüssigkeit, die in dem Gefäßsystem sich gebildet hat, bewegt wird.

Der Herzmuskel kontrahiert sich schon rhythmisch zu einer Zeit, wo noch keine Ganglienzellen in ihm enthalten sind (siehe auch S. 37).

Durch den Dotterkreislauf wird dem Embryo Nahrungsmaterial zugeführt, das vom Blute aus dem Dottersack resorbiert wird.

Die roten Blutkörperchen entstehen zuerst in den sogenannten Blutpunkten oder Blutinseln, d. s. Zellanhäufungen in den die Gefäße bildenden Zellsträngen. Die Zellen der Blutinseln bilden Blutfarbstoff, lösen sich los und sind dann frei in der Blutflüssigkeit suspendiert als kernhaltige rote Blutkörperchen.

2. **Der Placentarkreislauf.** Aus der Bauchaorta, die aus der Vereinigung der primitiven Aortenbogen entsteht, gehen die beiden Nabelarterien durch den Nabelstrang zur Placenta, wo sie in Kapillaren übergehen. Diese Kapillaren gehen über in die Nabelvene, die durch den Nabelstrang zum Nabel und von da unter der Leber her als Ductus venosus Arantii zur unteren Hohlvene führt.

Das rechte und das linke Herz sind zu dieser Zeit durch Scheidewände noch nicht vollständig getrennt. In der Vorhofsscheidewand befindet sich noch ein Loch, das Foramen ovale. Auch die Lungenarterie und die Aorta sind noch miteinander verbunden durch den Ductus Botalli. Das aus den Venen in den rechten Vorhof gelangende Blut strömt daher zum Teil durch das Foramen ovale direkt in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und in die Aorta weiter, zum Teil geht das Blut aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer und in die Lungenarterie und von hier direkt durch den Ductus Botalli in die Aorta; nur ein kleiner Teil des Blutes durchfließt die Lungen. Diese Anordnung des Blutkreislaufs wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß der Gasaustausch des Blutes beim Embryo nicht in den Lungen erfolgt, daß also nur so viel Blut durch die Lungen fließen muß, als zu deren Ernährung und Wachstum nötig ist. Wenn nach der Geburt die Lungenatmung eintritt, so wird die Vorhofscheidewand des Herzens vollkommen hergestellt, und der Ductus Botalli obliteriert.

Die **Placenta** ist ein sehr gefäßreiches Gebilde, das aus zwei miteinander verwachsenen Teilen, einem uterinen und einem embryo-

nalen, besteht. Die gefäßhaltigen Zotten des embryonalen Teils ragen in weite Blutgefäßräume, das sind die erweiterten Kapillaren des uterinen Teils der Placenta, hinein. Der große Reichtum der Placenta an Gefäßen, die einerseits dem fötalen, anderseits dem mütterlichen Kreislaufsystem angehören, ermöglicht einen regen Stoffaustausch zwischen dem fötalen und dem mütterlichen Blut.

Die Bildung von roten Blutkörperchen erfolgt während des Placentarkreislaufs hauptsächlich in der Leber und in der Milz des Embryo.

Etwa von der Mitte der Schwangerschaft ab sind die embryonalen **Herztöne** zu hören, und zwar je nach der Lage des Embryo an verschiedenen Stellen über dem Uterus. Es sind Doppeltöne, die oft begleitet sind von einem zischenden Geräusch, das durch die Zirkulation des Blutes in der Nabelschnur zustande kommt (das Nabelschnurgeräusch). Die Frequenz der Herzschläge beträgt beim Embryo 120—160 in der Minute. Sie wird durch Bewegungen des Embryo vergrößert.

b) Die Atmung.

Hinsichtlich der Atmung sind beim Embryo auch zwei Perioden zu unterscheiden. In der ersten Periode, die mit der Periode des Dotterkreislaufs zusammenfällt, wird dem Embryo noch nicht durch besondere Organe Sauerstoff zugeführt und Kohlensäure aus ihm entfernt. In der Periode des Placentarkreislaufs erfolgt der Gasaustausch des embryonalen Blutes in der Placenta. Der Sauerstoff wird aus dem arteriellen mütterlichen Blut aufgenommen und die Kohlensäure an dieses Blut abgegeben.

Der Stoffwechsel des Embryo und dementsprechend auch das Atembedürfnis ist gering. Es genügt der Gasaustausch in der Placenta, um den Embryo nahezu apnoïsch zu erhalten; er weist nur schwache Atembewegungen auf. Freilich kann dieser Zustand sofort aufhören, wenn etwa durch Kompression der Nabelschnur oder durch vorzeitige Lösung der Placenta der normale Gasaustausch des embryonalen Blutes gehemmt ist. Es kommt dann zu Kohlensäureanhäufung und zu Sauerstoffmangel im embryonalen Blut, wodurch das Atemzentrum erregt und stärkere vorzeitige Atembewegungen ausgelöst werden können.

Die Lungen entwickeln sich im Embryo als paarige Ausbuchtungen der ventralen Wand des Schlunddarms und sind noch luftleer (atelektatisch); die Alveolen sind zwar vorgebildet, aber ausgefüllt von kubischen Epithelzellen. Ein negativer Druck in der Pleuraspalte ist noch nicht vorhanden.

c) Die Ernährung.

Alles Nahrungsmaterial, das der Embryo zu seinem Stoffwechsel und Wachstum nötig hat, bezieht er aus dem mütterlichen Organismus. Auch hinsichtlich der Ernährung sind zwei Perioden zu unterscheiden, von denen die eine mit der Periode des Dotterkreis-

laufs, die andere mit der des Placentarkreislaufs zusammenfällt. In der ersten Periode nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in das Blut auf aus dem Dottersack. In den Dottersack selbst gelangt das Nahrungsmaterial in der Weise, daß es aus den Gefäßen der Uterusschleimhaut durch diese Schleimhaut und die Eihüllen transsudiert. Während des Placentarkreislaufs dagegen nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in der Placenta aus dem mütterlichen Blut auf. Die Nahrungsstoffe transsudieren aus den mütterlichen Placentargefäßen in die embryonalen Placentargefäße.

Da der Dottersack nach Herstellung des Placentarkreislaufes für die Ernährung keine Bedeutung mehr hat, so nimmt er an Größe allmählich ab und verschwindet bis auf einen kleinen Rest, das Nabelbläschen.

d) Die Sekretionen.

1. **Das Meconium**, eine dunkelbraungrüne Masse von pechartiger Konsistenz, findet sich in dem Darmkanal des Embryo und wird bald nach der Geburt entleert.

Es enthält etwa 20% Trockensubstanz, darunter Mucin, Gallensäuren, Gallenfarbstoffe (Bilirubin und Biliverdin, aber kein Hydrobilirubin), Cholesterin, Fette, Seifen. Solche Substanzen, die im Kot des Erwachsenen vorkommend auf eine Darmfäulnis hinweisen, fehlen im Meconium.

Das Meconium ist anzusehen als das eingedickte Sekret der Drüsen des Darmkanals, und seine Zusammensetzung weist darauf hin, daß an dieser Sekretion hauptsächlich die Leber beteiligt ist.

Die Leber bildet sich als paarige Ausstülpung der Darmwand in Form der primitiven Lebergänge, die sich verästeln zu den Gallengängen. Schon im 3. Monat beginnt die Lebersekretion.

2. **Das Fruchtwasser**, der Liquor amnii, ist die Flüssigkeit, die in der Amnionblase den Embryo umgibt.

Es reagiert schwach alkalisch oder neutral. Es enthält 1,5% Trockensubstanz, nämlich etwas Eiweiß, Salze, Harnstoff, Allantoin und Kreatinin.

Das Fruchtwasser wird nicht nur vom Embryo gebildet, sondern auch vom mütterlichen Organismus. Der Beweis, daß das Fruchtwasser zum Teil dem mütterlichen Organismus entstammt, ist erbracht durch die Beobachtung, daß indigschwefelsaures Natrium, intravenös dem mütterlichen Organismus injiziert, in das Fruchtwasser übergeht, ohne im Embryo selbst gefunden zu werden. Doch ist das Fruchtwasser zum Teil auch ein Ausscheidungsprodukt des Embryo, und zwar teils Harn, der in die Amnionhöhle entleert wird, teils Transsudat aus embryonalen Blutgefäßen.

Die **Harnsekretion** des Embryo erfolgt zuerst — abgesehen von den wohl bedeutungslosen Vornieren — in den Urnieren, deren Harnkanälchen, denjenigen der bleibenden Nieren analog gebaut, durch Vermittlung der Wolff-

schen Gänge in die Kloake münden. Die bleibenden Nieren entstehen dann durch Einstülpung am hinteren Abschnitt dieser Gänge.

Neben den Urnieren entstehen die Keimdrüsen mit den parallel den Wolffschen Gängen gelagerten Müllerschen Gängen. Beim Manne werden die Keimdrüsen zu den Hoden, die Urnieren zu Nebenhoden, die Wolffschen Gänge zu den Samenleitern; die Müllerschen Gänge obliterieren. Beim Weibe werden die Keimdrüsen zu den Ovarien, die Müllerschen Gänge zu den Eileitern und zum Uterus; die Wolffschen Gänge obliterieren (siehe die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte). Ueber die Ursache dieser **Geschlechtsdifferenzierung** ist nichts Sicheres bekannt.

Die Entfernung der Stoffwechselendprodukte aus dem embryonalen Körper geschieht wohl nicht nur durch Drüsen (Leber und Niere), sondern auch durch den Stoffaustausch des embryonalen Blutes mit dem mütterlichen Blut in der Placenta.

3. **Der Hauttalg** wird vom 5. Monat an sezerniert; er bildet auf der Haut eine fettige Schicht, Vernix caseosa genannt.

e) Der Gesamtstoffwechsel.

Die Gesamtstoffwechselgröße ist beim Embryo gering, weil das Bedürfnis einer großen Wärmeproduktion nicht vorliegt, denn die Wärmeabgabe des Embryo ist klein. Auch Muskelbewegungen, welche die Stoffwechselgröße steigern könnten, kommen beim Embryo nur in geringem Maße vor. Das zugeführte Nahrungsmaterial dient hauptsächlich zum Wachstum der Frucht.

§ 2. Umsatz und Auslösung der Energie beim Embryo.

a) Muskelbewegungen.

Die erste Anlage der Skelettmuskeln findet sich im 2. Monat der Schwangerschaft. Muskelbewegungen treten beim Embryo, abgesehen von der Bewegung des Herzens, zuerst auf im 4. Monat der Schwangerschaft. Sie bestehen in stoßenden Bewegungen der Glieder gegen die Uteruswand, die reflektorisch zustande zu kommen scheinen; sie werden stärker, wenn man die Frucht durch die Bauchwand der Schwangeren hindurch drückt.

Am Ende der Schwangerschaft treten auch schwache Atembewegungen auf, ferner Saug- und Schluckbewegungen, denn im Magen des Fötus findet sich verschlucktes Fruchtwasser.

b) Entwicklung der Funktionen des Nervensystems.

Anhaltspunkte zur Beurteilung der Entwicklung der Funktionen des Nervensystems liefern die Untersuchungen über die Markscheidenentwicklung. Die Nervenfasern besitzen nicht gleich im Beginn ihrer Entstehung ihr Nervenmark, sondern erhalten dieses

später, und zwar funktionell verschiedene Nervenfaserstränge zu verschiedenen Zeiten. Die Markscheidenentwicklung läßt sich leicht untersuchen, weil die marklosen Faserstränge grau, die markhaltigen weiß aussehen. Es ist anzunehmen, daß die Funktion der Nervenfaserstränge erst dann vollständig ausgebildet ist, wenn die Markscheiden sich entwickelt haben.

Im Rückenmark entwickelt sich zuerst das Mark der hinteren, dann der vorderen Wurzeln, d. h. der Fasern für die direkten Reflexbahnen. Danach erhalten ihr Mark die Vorder- und Seitenstranggrundbündel und die Burdachschen Stränge, d. s. Bündel, welche hauptsächlich Fasern für die indirekten Reflexbahnen enthalten. Sodann entwickelt sich das Mark der langen sensiblen Bahnen, die zum Gehirn führen, und zuletzt erst das der langen motorischen Bahnen, die aus dem Gehirn führen. Aus dieser Reihenfolge der Markscheidenentwicklung ergibt sich, daß im Rückenmark zunächst die einfachsten Reflexe auftreten, daß dann die komplizierten ausgebreiteten Reflexe folgen, und daß erst danach die Bahnen sich entwickeln, welche das Zustandekommen der Sinnesempfindungen und der willkürlichen Bewegungen ermöglichen.

Im Stabkranz des Großhirns entwickeln sich zuerst die kortikopetalen Nerven, danach erst die kortikofugalen, so daß also die Bedingungen zum Entstehen von Sinnesempfindungen früher gegeben sind, als die Bedingungen zum Entstehen von willkürlichen Bewegungen. Die Fasern für die Sinnessphären entwickeln sich zum Teil erst nach der Geburt (siehe S. 258).

Im verlängerten Mark dagegen kommen frühzeitig Zellengruppen vor, deren Achsenzylinderfortsätze in Fasern der Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks übergehen (also zentrifugale Fasern); diese Fasern lassen ihre Markscheiden schon zu einer Zeit erkennen, wo die sensiblen Wurzeln des verlängerten Marks noch kein Nervenmark besitzen. Diese Zellen und Fasern sind also schon fertig ausgebildet und funktionsfähig zu einer Zeit, wo die hinteren Wurzeln noch embryonal erscheinen. Das weist darauf hin, daß diese Zentren automatisch und nicht reflektorisch tätig sind. Die sensiblen Nerven wirken nach ihrer Ausbildung auslösend, eventuell regulierend auf diese Zentren ein, welche schon vorher existierten und funktionsfähig waren. Es ist hier zu erinnern an die Tatsache, daß im verlängerten Mark die für die Erhaltung der vegetativen Funktionen wichtigen, automatisch tätigen Nervenzentren liegen.

Ueber die physiologische Entwicklung der Sinnesorgane im Embryo ist wenig zu sagen. Für das embryonale Leben können

überhaupt wohl nur der Tastsinn und der Schmerzsinn in Betracht kommen. Diese vermitteln offenbar die reflektorisch entstehenden Kindsbewegungen.

Kapitel XXIX. **Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett.**

Die **Schwangerschaft** geht einher mit folgenden Veränderungen im mütterlichen Organismus:

Der Uterus zeigt eine Zunahme der Größe, vielleicht auch der Zahl seiner Muskelfasern. Dadurch kommt eine erhebliche Massenzunahme des ganzen Uterus zustande.

Während der jungfräuliche Uterus eine Länge von 7 cm, eine Breite von 3,2 cm und ein Gewicht von 30 g hat, ist der Uterus am Ende der Schwangerschaft 37 cm lang, 26 cm breit und wiegt ungefähr 1 kg.

Das Bindegewebe des Uterus lockert sich und vermehrt sich auch, ebenso vermehren sich Blutgefäße, Nerven und Lymphgefäße. Die Uterusschleimhaut wird dicker, überwuchert das Ei und wird zur äußeren Eihaut, der Decidua. Der der Uteruswand anliegende Teil der Decidua heißt Decidua vera, der das Ei überwuchernde Teil ist die Decidua reflexa. Das placentare Stück der Decidua vera wird Decidua basalis genannt. Mit zunehmender Größe wölbt sich der Uterus in das große Becken vor, drängt die Baucheingeweide und das Zwerchfell in die Höhe. Die Ovulation und die Menstruation bleiben aus.

Die Brüste schwellen an, die Warzen und der Warzenhof färben sich dunkler, die Milchdrüsen bilden sich stärker aus und entleeren spontan oder auf Druck hin eine helle wässerige Flüssigkeit.

Die Schwangerschaft ist, vom Tage der letzten Menstruation an gerechnet, nach etwa 270—280 Tagen beendigt.

Ueber den Einfluß innerer Sekretionen auf die Entwicklung der Schwangerschaft siehe S. 116.

Die **Geburt**, d. i. die Austreibung der reifen Frucht am Ende der Schwangerschaft, erfolgt dadurch, daß die Muskeln des Uterus Kontraktionen ausführen und so auf seinen Inhalt einen Druck ausüben. Die Drucksteigerung im Uterus bei den Kontraktionen kann bis zu 100 mm Quecksilbersäule betragen. Durch die Kontraktionen wird die Frucht gegen den Cervikalkanal gedrückt. Dieser erweitert sich und verstreicht, so daß die Gebärmutterhöhle und Scheide zu-

sammen schließlich einen weiten Schlauch bilden. Die Eihäute (Decidua reflexa, Chorion und Amnion) zerreißen, das Fruchtwasser fließt ab. Durch weitere Kontraktionen des Uterus wird das Kind durch die Scheide hindurchgetrieben und, meist mit dem Kopfe voran, ausgestoßen. Begünstigt wird das Austreiben des Kindes durch Mitbeteiligung der Bauchpresse. Bald nach der Geburt des Kindes wird durch weitere Kontraktionen der Uteruswand auch die Placenta abgelöst und unter mäßiger Blutung samt den Eihäuten ausgestoßen (Nachgeburt).

Die Innervation des Uterus erfolgt durch autonome Nerven, die aus dem Lendenmark austreten. Ein Teil davon verläuft zunächst in sympathischen Bahnen und gelangt von da zur Uterusmuskulatur. Ein anderer Teil der Nerven geht direkt mit den Sakralnerven zum Uterus.

Das Zentrum für die Uteruskontraktionen liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch erregt, dadurch, daß die zentripetalen Uterusnerven gereizt werden durch die Spannung, in welche die wachsende Frucht die Uteruswand versetzt. .

Ist das Lendenmark von dem übrigen Zentralnervensystem isoliert, so ist noch ein normaler Verlauf des Geburtsaktes möglich.

Die Dauer des Geburtsaktes beträgt bei Erstgebärenden bis zu 20, bei Mehrgebärenden bis zu 15 Stunden. Während des Geburtsaktes nehmen die Uteruskontraktionen allmählich an Intensität Dauer und Häufigkeit bis zur Austreibung des Kindes zu. Die Kontraktionen sind mit Schmerzen verbunden und werden deshalb Wehen genannt. Bei jeder Wehe zeigt sich eine mäßige Steigerung der Temperatur und Pulsfrequenz, sowie der Schweißsekretion.

Wochenbett. Nach der Geburt bildet sich der Uterus zurück, indem die Muskelzellen kleiner werden. Die Uterusschleimhaut regeneriert sich.

Solange die Schleimhaut noch nicht regeneriert ist, verhält sie sich wie eine Wundfläche und scheidet Wundsekret ab, das nach außen abfließt, den Wochenfluß oder die L o c h i e n. Diese sind in den ersten Tagen blutig, vom 5. Tage an serös, später werden sie weißlichgrau.

Die Brüste schwellen am 2.—3. Tage nach der Geburt stark an. Es beginnt die

Milchsekretion:

Die Milch ist eine weiße, undurchsichtige Flüssigkeit von amphoterer Reaktion, schwach süßem Geschmack und etwa 1,03 spez. Gewicht. Sie stellt eine Fettemulsion dar, in der das Fett in feinste, mit Kaseïnhüllen umgebenen Kügelchen von 1,5—5 μ Durchmesser verteilt ist. Durch die Reflexion des Lichtes an den Fettkügelchen ist die weiße Farbe und die Undurchsichtigkeit der Milch bedingt.

Die Milch enthält 13% Trockensubstanz. Der Gehalt an Trockensubstanz ist bei jungen Frauen größer als bei älteren. Die Trockensubstanzen sind:

a) Eiweißstoffe (2%),
hauptsächlich das Pseudonucleoproteïd Kaseïn (siehe S. 26), das bei der Labgerinnung umgewandelt wird in Parakaseïn, einen Eiweißkörper, der sich mit Kalksalzen zu unlöslichen Doppelsalzen verbindet (Käse).

Neben Kaseïn kommen in der Milch in geringeren Mengen noch Laktalbumin und Laktoglobulin vor.

b) Kohlehydrate (6%) und zwar Milchzucker (siehe S. 15). Beim Stehen der Milch an der Luft geht der Milchzucker unter dem Einfluß des Bacterium lactis die Milchsäuregärung ein. Die dabei gebildete Milchsäure bewirkt auch Fällung des Kaseïns (saure Gerinnung).

c) Fette (4%), in feinster Emulsion verteilt. Es kommen außer den Glyceriden der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure auch noch solche der niederen Fettsäuren (Buttersäure u. a.) vor. Beim Stehen der Milch steigen die spezifisch leichten Fettkügelchen nach oben und bilden den Rahm.

d) Cholesterin, Lecithin und ein gelber Farbstoff in geringen Mengen.

Außerdem enthält die Milch Zitronensäure in merklichen Mengen, die ebenfalls ein Produkt der Drüsenzelltätigkeit ist.

e) Salze (0,5%), vor allem Calciumphosphat, ferner Chlorkalium, wenig Chlornatrium, sehr wenig Magnesiumsulfat, und Eisen in Spuren. Das Calciumphosphat kommt teils als saures Salz gelöst, teils als neutrales Salz ungelöst suspendiert in der Milch vor.

Ferner enthält die Milch Gase, hauptsächlich Kohlensäure, weniger Stickstoff und Sauerstoff.

In den ersten Tagen nach der Geburt wird das Kolostrum entleert, d. i. ein kaseïnarmes Sekret, das die sogenannten Kolostrumkörperchen, kernhaltige Zellrudimente mit vielen Fetttröpfchen, enthält.

Die Milchsekretion erfolgt nur während der Zeit des Säugens, deren Dauer etwa 10 Monate beträgt.

Die Milchdrüse besteht aus 15—20 einzelnen Drüsenlappen, von denen jeder einen auf der Brustwarze mündenden Ausführungsgang hat, der kurz vor seiner Mündung sich sackförmig erweitert.

Die Ausführungsgänge haben eine Wand von Zylinderepithel. Die eigentlichen Milchdrüsenzellen bilden eine einfache Lage von Epithelzellen, deren Höhe sehr wechselt; sie sind niedrig, wenn der Drüsengang mit Sekret gefüllt ist, kubisch oder zylindrisch bei leerem Drüsengang; in letzterem Falle enthalten sie zahlreiche Fetttropfen. Die Drüsenzellen brauchen bei der Sekretion nicht zugrunde zu gehen; sie bilden also nur das Sekret und sondern es ab.

Ueber den Einfluß des Nervensystems, sowie der Art der Nahrung auf die Milchsekretion sind die Angaben noch widersprechend.

Kaseïn und Milchzucker werden erst in der Milchdrüse gebildet, denn sie kommen im Blute nicht vor.

Häufige Entleerung der Milch aus der Drüse durch Anlegen des Säuglings oder durch Melken steigert die Milchsekretion.

Kapitel XXX. Die physiologische Entwicklung des Körpers nach der Geburt.

§ 1. Das Säuglingsalter.

Das Säuglingsalter ist die Zeit, in der der Körper sich nur von flüssiger Nahrung und zwar von Milch ernährt. Da die Bildung der Zähne den Beginn der Zeit kennzeichnet, in der auch feste Speisen aufgenommen werden können, so reicht das Säuglingsalter von der Geburt bis zum Beginn der ersten Dentition.

a) Der Kreislauf und die Atmung.

Gleich nach der Geburt hört die Zirkulation in den Nabelschnurgefäßen auf.

Die Nabelschnur schrumpft. Schneidet man sie alsdann an, so tritt in der Regel keine Blutung auf. Um jedoch eine mögliche Nachblutung aus der Nabelschnur zu verhindern, pflegt man sie zu unterbinden und dann jenseits der unterbundenen Stelle durchzuschneiden. Tiere beißen die Nabelschnur durch. Der am Kinde bleibende Rest der Nabelschnur trocknet ein und fällt nach einigen Tagen ab. Der Nabel selbst vernarbt nach etwa 14 Tagen.

Gleich nach der Geburt erfolgt der erste tiefe Atemzug. Dabei füllen sich die Alveolen der Lungen mit Luft und ihre Epithelien werden abgeplattet. Nach einiger Zeit entsteht auch der negative Druck in der Pleuraspalte. Das Blut strömt jetzt in reichlicherem Maße durch die Lungengefäße. Der Ductus arteriosus Botalli obliteriert allmählich, und auch die Scheidewand zwischen beiden Vorhöfen stellt sich vollständig her. Ferner obliterieren die im Körper liegenden Teile der Nabelarterien und -venen zu bindegewebigen Strängen.

Die Pulsfrequenz beträgt in den ersten Wochen 120 bis 140 Schläge in der Minute, im 2. Jahre 110. Die Zahl der Atemzüge beträgt bei Neugeborenen 44 in der Minute, später bis zum 3. Jahre 35—40.

b) Die Ernährung und das Wachstum.

Die normale Nahrung für den Säugling ist die Muttermilch. Jeder Ersatz für die Muttermilch (z. B. Kuhmilch oder künstliche Präparate) ist nur als Notbehelf anzusehen und wird sehr häufig vom Säugling schlecht vertragen.

Der Säugling nimmt durchschnittlich am 1. Tag 20 g, am 2. Tag 100 g, am 3. Tag 200 g, nach 1 Monat 600, nach 9 Monaten 900 g Milch täglich auf.

Die Länge des Kindes beträgt bei der Geburt etwa 50 cm. Der Säugling wächst im 1. Monat um 4, im 2. Monat um 3, im 3. Monat um 2 und in

den folgenden Monaten um je 1—1,5 cm. Die gesamte Zunahme beträgt etwa 20 cm im 1. Jahre, 9 cm im 2., 7 cm im 3. Das Gewicht des Neugeborenen ist bei der Geburt etwa 3 kg. In den ersten Tagen nach der Geburt verliert das Kind etwa 100—300 g an Gewicht. Dann steigt das Gewicht wieder und ist nach etwa 10 Tagen wieder gleich dem bei der Geburt. Während der 5 ersten Monate nimmt das normal ernährte Kind täglich im Durchschnitt 20—30 g zu; während der 7 folgenden täglich 10—15 g. Nach einem Jahre wiegt das Kind etwa 9 kg.

In den ersten Tagen nach der Geburt entleert das Kind durch den After das Meconium. Später sind Stuhlentleerungen des Säuglings bei normaler Verdauung gelblich und ziemlich gebunden. Der erste Harn ist meist noch sehr wenig konzentriert.

c) Das Nervensystem und die Sinne.

Ueber die physiologische Entwicklung des Nervensystems beim Säugling ist folgendes zu sagen. Angeboren sind gewisse koordinierte Bewegungen, die für die Erhaltung des Lebens von unmittelbarer Bedeutung sind (Atembewegungen, Saug- und Schluckakt). Das Saugen erfolgt beim Säugling reflektorisch, wenn ein Gegenstand seine Lippen berührt. Diejenigen koordinierten Bewegungen, die dem Stehen und Gehen dienen, finden sich beim menschlichen Säugling nicht gleich nach der Geburt, sondern werden erst erlernt am Ende des 1. oder im 2. Lebensjahre, die koordinierten Bewegungen für die Sprachbildung ebenfalls zu dieser Zeit oder noch später. Die Reflexerregbarkeit ist im Säuglingsalter größer als beim Erwachsenen. Reflexkrämpfe kommen z. B. nach verhältnismäßig geringen sensiblen Reizen vor (Zahnkrämpfe, Wurmkrämpfe).

Die Leitungsbahnen für die Sinnessphären des Großhirns sind zur Zeit der Geburt noch nicht alle markhaltig. Die Bahnen für die Sehsphäre entwickeln ihr Mark erst zur Zeit der Geburt, die Bahnen für die Hörsphäre erst nach der Geburt. Die Assoziationsfasern entwickeln sich erst vom 3. Monat nach der Geburt ab.

Hinsichtlich der Entwicklung des Gesichtssinnes liegen folgende Angaben vor: Etwa in der 5. Woche treten Fixation, assoziierte Augenbewegungen und Lidschlußreflexe durch Belichtung der Macula lutea, sowie accommodative Pupillenreaktion auf; dagegen erfolgt erst im 5. Monat die Entwicklung der Orientierung im Gesichtsfeld, der Blickbewegungen und des Lidschlußreflexes auch von der Peripherie der Retina aus. Bis zum 5. Monate werden die exzentrischen Gesichtseindrücke nicht verwertet. Das Kind benimmt sich so, als ob sein Gesichtsfeld hochgradig eingeengt wäre. Ein fixiertes Objekt wird von der 5. Woche ab schon mit Augenbewegungen verfolgt, während exzentrisch bewegte Objekte in der ersten Zeit keine Augenbewegungen zur Fixation auslösen. Der Säugling sieht im

Anfang die Gegenstände noch nicht körperlich, und es fehlt ihm ein Urteil über die Größe und Entfernung der Objekte. Das Kind greift nach unerreichbar fernen Gegenständen. Der Farbensinn soll sich erst vom 16. Lebensmonate an entwickeln und erst im 5. oder 6. Lebensjahre vollständig sein.

Die übrigen Sinne sind von Geburt an schon in Funktion, doch wird angegeben, daß der Gehörsinn zuerst noch unvollkommen entwickelt sei; dem entspricht auch die mangelhafte Entwicklung der Bahnen für die Hörsphäre beim Neugeborenen.

Der Uebergang des Säuglingsalters in das Kindesalter ist gekennzeichnet durch die erste Dentition.

Die ersten Zähne, die Milchzähne, entwickeln sich zwischen dem 6. und 30. Lebensmonat meist in folgender Reihenfolge: Erst die medialen, dann die lateralen Schneidezähne, danach die vorderen Backzähne, die Eckzähne, zuletzt die hinteren Backzähne.

Im 5. Lebensjahre bilden sich die vorderen bleibenden Mahlzähne.

§ 2. Das Kindesalter.

Das Kindesalter ist zu rechnen von der ersten Dentition bis zur Pubertät. In ihm sind die physiologischen Funktionen nicht wesentlich verschieden von denen des Erwachsenen, nur ist der Gesamtstoffwechsel relativ größer als beim Erwachsenen, aus Gründen, die schon früher erörtert wurden (siehe S. 132), und es fehlen die Geschlechtsfunktionen. In das Kindesalter fällt die 2. Dentition.

Sie beginnt im 7. Jahre und reicht bis zum 15. Die Milchzähne werden in verschiedener Reihenfolge durch neue ersetzt, und zugleich kommen 4 Mahlzähne hinzu. Später erscheinen meist auch noch die hinteren Mahlzähne oder Weisheitszähne.

Die Körperlänge nimmt bis zum 22. Lebensjahre zu, und erreicht beim Manne durchschnittlich 1,7 m, beim Weibe 1,6 m.

Das Körpergewicht nimmt bis zum 40. Lebensjahre zu und erreicht beim Manne durchschnittlich 70 kg, beim Weibe 60 kg.

§ 3. Die Pubertät.

Die Pubertät, die Geschlechtsreifung, fällt in das 14. bis 17. Lebensjahr.

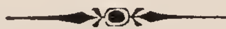
Beim Knaben beginnt die Samenbildung, die Scham- und Barthaare wachsen, der Stimmwechsel tritt ein, es erwacht der Geschlechtstrieb, der männliche Charakter tritt entschiedener hervor.

Beim Mädchen, bei dem die Pubertät früher beginnt als beim Knaben, tritt die Ovulation und Menstruation auf, die Schamhaare wachsen, die Brustdrüsen entwickeln sich.

Kastration hemmt die Pubertätsentwicklung (siehe S. 116).

§ 4. Das Greisenalter, die Rückentwicklung und der physiologische Tod.

Das Alter der höchsten Reife umfaßt beim Menschen das 25. bis 45. Lebensjahr. Von da ab beginnt die Rückentwicklung. Das Körpergewicht und die Körpergröße gehen wieder etwas zurück, die Stoffwechselgröße nimmt ab, die Funktionen der Organe lassen nach. Es entsteht im höchsten Alter eine große Schwäche der Organe, besonders des Gehirns und des Herzens, und diese führt schließlich zum physiologischen Tod oder zum Tod an Altersschwäche. Beim Weibe beginnt die Rückentwicklung mit dem Klimakterium, in dem die Ovulation und Menstruation aufhören.



Sachregister.

C.

D.

E.

I.

J.

K.



Bernstein, Geh. Rat Prof. Dr. J., **Lehrbuch der Physiologie** des tierischen Organismus, im speziellen des Menschen. Dritte, umgearbeitete Auflage. Mit 270 Textabbildungen. Lex. 8°. 1910. geh. M. 16.—; in Halbfr. geb. M. 18.—

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Leitfaden der ärztlichen Untersuchung** mittels der Inspektion, Palpation, der Schall- und Tastperkussion, sowie der Auskultation. Mit 22 Abbildungen. Lex. 8°. 1907. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

Fehling, Geh. Rat Prof. Dr. H., und **Franz,** Geh. Rat Prof. Dr. K., **Lehrbuch der Frauenkrankheiten.** Vierte, völlig umgearbeitete und vermehrte Auflage. Mit 222 teils farbigen Textabbildungen. Lex. 8°. 1913. geh. M. 12.—; in Leinw. geb. M. 13.40.

Frerichs, Prof. Dr. G., **Leitfaden der anorganischen und organischen Chemie** für Studierende der Medizin, Tiermedizin und Zahnheilkunde, der Technik und Handelswissenschaft. Mit 20 Textabbildungen. gr. 8°. 1912. geh. M. 10.—; in Leinw. geb. M. 11.20.

Fritsch, Geh. Rat Prof. Dr. H., **Gerichtsärztliche Geburtshilfe.** Mit 14 Textabbildungen. Lex. 8°. 1900. geh. M. 5.60; in Leinw. geb. M. 6.60.

Geigel, Prof. Dr. R., **Leitfaden der diagnostischen Akustik.** Mit 33 Textabbildungen. Lex. 8°. 1908. geh. M. 6.—

Heim, Prof. Dr. L., **Lehrbuch der Bakteriologie mit besonderer Berücksichtigung der Untersuchungsmethoden, Diagnostik und Immunitätslehre.** Vierte, vollständig umgearbeitete Auflage. Mit 184 Textabbildungen und 13 mikrophotographischen Tafeln. Lex. 8°. 1911. geh. M. 13.60; in Leinw. geb. M. 15.—

Heim, Prof. Dr. L., **Lehrbuch der Hygiene.** Mit 43 Abbildungen. Lex. 8°. 1903. geh. M. 8.—; in Leinw. geb. M. 9.—

Herz, Prof. Dr. W., **Leitfaden der theoretischen Chemie.** Als Einführung in das Gebiet für Studierende der Chemie, Pharmazie und Naturwissenschaften, Ärzte und Techniker. Mit 32 Textabbildungen. Lex. 8°. 1912. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

Kobert, Geh. Rat Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Intoxikationen.** Zweite, durchweg neubearbeitete Auflage. Zwei Bände. Lex. 8°. 1902 bis 1906. geh. M. 34.—

Kobert, Geh. Rat Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Pharmakotherapie.** Zweite, durchweg neubearbeitete Auflage. Mit zahlreichen Tabellen. Lex. 8°. 1908. geh. M. 19.40; in Leinw. geb. M. 21.—

Kobert, Geh. Rat Prof. Dr. R., **Kompendium der praktischen Toxikologie** zum Gebrauche für Ärzte, Studierende und Medizinalbeamte. Fünfte, gänzlich umgearbeitete Auflage. Mit 59 Tabellen. gr 8°. 1912. geh. M. 7.40; in Leinw. geb. M. 8.40.

Kraemer, Dr. C., **Ätiologie und spezifische Therapie der Tuberkulose.** Nach vorwiegend eigenen Erfahrungen. Komplett. Lex. 8°. 1914. geh. M. 14.—

v. Krafft-Ebing, Hofrat Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Psychiatrie** auf klinischer Grundlage für praktische Ärzte und Studierende. Siebente vermehrte und verbesserte Auflage. Lex. 8°. 1903. geh. M. 14.—; in Leinw. geb. M. 15.40.

Kruse, Geh. Rat Prof. Dr. W. und **Selter,** Prof. Dr. P., **Die Gesundheitspflege des Kindes.** Für Studierende, Ärzte, Gesundheitsbeamte und alle Freunde der Volksgesundheit. Bearbeitet von Prof. Dr. Gustav Aschaffenburg in Köln, Dozent Dr. J. Bauer in Düsseldorf, Privatdozent Dr. H. Cramer in Bonn, Dr. Paul Grosser in Frankfurt a. M., Dr. Walter Kaupe in Bonn, Dr. Franz Klaholt, Kreisarzt in Darkehmen, Medizinalrat Dr. Hermann Kriege in Barmen, Prof. Dr. W. Kruse in Leipzig, Prof. Dr. A. Machol in Bonn, Prof. Dr. F. A. Schmidt in Bonn, Prof. Dr. Hugo Selter in Bonn, Prof. Dr. Paul Selter in Solingen und Prof. Dr. C. H. Stratz, den Haag. Mit 122 Textabbildungen. Lex. 8°. 1914. geh. M. 26.—; in Halbfranz geb. M. 29.—

Mendel, Geh. Rat Prof. Dr. E., **Leitfaden der Psychiatrie.** Für Studierende der Medizin. gr. 8°. 1902. geh. M. 5.—; in Leinw. geb. M. 6.—

Meyer-Rüegg, Privatdoz. Dr. H., **Die Geburtshilfe des Praktikers.** Mit 154 Textabbildungen. Lex. 8°. 1910. geh. M. 8.—; in Leinw. geb. M. 9.—

Neuburger, Prof. Dr. M., **Geschichte der Medizin.** Zwei Bände. I. Band. Lex. 8°. 1906. geh. M. 9.—; in Leinw. geb. M. 10.40. II. Band, 1. Teil. Mit 3 Tafeln. Lex. 8°. 1911. geh. M. 13.60; in Leinw. geb. M. 15.—

Politzer, Hofrat Prof. Dr. A., **Geschichte der Ohrenheilkunde.** Zwei Bände. I. Band: Von den ersten Anfängen bis zur Mitte des neunzehnten Jahrhunderts. Mit 31 Bildnissen auf Tafeln und 19 Textfiguren. Lex. 8°. 1907. geh. M. 20.—; in Leinw. geb. M. 22.— II. Band: Von 1850—1911. Unter Mitwirkung bewährter Fachkräfte. Mit 29 Bildnissen auf 29 Tafeln. Lex. 8°. 1913. geh. M. 24.—; in Leinw. geb. M. 26.—

Politzer, Hofrat Prof. Dr. A., **Lehrbuch der Ohrenheilkunde** für praktische Aerzte und Studierende. Fünfte, gänzlich umgearbeitete und vermehrte Auflage. Mit 337 Textabbildungen. Lex. 8°. 1908. geh. M. 17.—; in Leinw. geb. M. 18.40.

v. Romberg, Prof. Dr. E., **Lehrbuch der Krankheiten des Herzens und der Blutgefäße.** Zweite Auflage. Mit 69 Abbildungen. Lex. 8°. 1909. geh. M. 14.—; in Leinw. geb. M. 15.40.

Schenck, Geh. Rat Prof. Dr. F., **Kleines Praktikum der Physiologie.** Anleitung für Studierende in physiologischen Kursen. Zweite Auflage. Mit 33 Textabbildungen. 8°. 1912. geh. M. 1.60; in Leinw. geb. M. 2.20.

Burgl, Reg.- u. Med.-Rat Dr. G., **Die Hysterie und die strafrechtliche Verantwortlichkeit der Hysterischen.** Ein praktisches Handbuch für Ärzte und Juristen. Mit zwanzig ausgewählten Fällen krimineller Hysterie mit Aktenauszug und gerichtlichen Gutachten. Lex. 8°. 1912. geh. M. 7.—

Buttersack, Oberstabsarzt Dr. F., **Die Elastizität, eine Grundfunktion des Lebens.** Gedanken und Studien. Lex. 8°. 1910. geh. M. 5 40.

Buttersack, Oberstabsarzt Dr. F., **Latente Erkrankungen des Grundgewebes, insbesondere der serösen Häute.** Wissenschaftliche Winke für Diagnostik und Therapie. Lex. 8°. 1912. geh. M. 5.—

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Die Pathologie und Therapie der Leukämie.** gr. 8°. 1909. geh. M. 4.—

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Die chronische Stuhlverstopfung in der Theorie und Praxis.** gr. 8°. 1901. geh. M. 5.40.

Forel, Prof. Dr. A., **Der Hypnotismus oder die Suggestion und die Psychotherapie.** Ihre psychologische, psychophysiologische und medizinische Bedeutung. Sechste, umgearbeitete Auflage. Lex. 8°. 1911. geh. M. 6.60; in Leinw. geb. M. 7.80.

Grawitz, Prof. Dr. E., **Organischer Marasmus.** Klinische Studien über seine Entstehung durch funktionelle Störungen nebst therapeutischen Bemerkungen. Lex. 8°. 1910. geh. M. 3.60.

Hart, Prosektor Dr. C. und **Lessing,** Dr. O., **Der Skorbut der kleinen Kinder** (Möller-Barlowsche Krankheit). Monographische Abhandlung an der Hand tierexperimenteller Untersuchungen Mit 24, darunter 14 farbigen Tafeln. Lex. 8°. 1913. geh. M. 16.—

Holländer, Prof. Dr. E., **Die Karikatur und die Satire in der Medizin.** Mediko-kunsthistorische Studie. Mit 10 farbigen Tafeln und 223 Abbildungen im Text. hoch 4°. 1905. kart. M. 24.—; in Leinw. geb. M. 27.—

Holländer, Prof. Dr. E., **Die Medizin in der klassischen Malerei.** Zweite Auflage. Mit 272 Textabbildungen. hoch 4°. 1913. geh. M. 28.—; in Leinw. geb. M. 31.—

Holländer, Prof. Dr. med. E., **Plastik und Medizin.** Mit 1 Tafel und 433 Abbildungen. hoch 4°. 1914. kartoniert M. 28.—; elegant in Leinw. geb. M. 30.—

Kaiser, Frauenarzt, K. F. L., **Atmungsmechanismus und Blutzirkulation.** Physiologische Beiträge zur asthenischen Konstitutionskrankheit. Mit 37 Textabbildungen und einem Vorwort von Hofrat Professor Dr. B. Stiller. Lex. 8°. 1912. geh. M. 3.40.

Kölle, Dr. Th., **Gerichtlich-psychiatrische Gutachten** aus der Klinik des Herrn Prof. Dr. Forel in Zürich. Für Ärzte und Juristen. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. Forel. Lex. 8°. 1896. geh. M. 8.—

v. Krafft-Ebing, R., **Psychopathia sexualis** mit besonderer Berücksichtigung der konträren Sexualempfindung. Eine medizinisch-gerichtliche Studie für Ärzte und Juristen. Vierzehnte vermehrte Auflage. Herausgegeben von Prof. Dr. A. Fuchs. Lex. 8°. 1912. geb. M. 11.—; in Leinw. geb. M. 12.40.

Krukenberg, Dr. med. H., **Der Gesichtsausdruck des Menschen.** Mit 203 Textabbildungen meist nach Originalzeichnungen und photographischen Aufnahmen des Verfassers. Lex. 8°. 1913. geh. M. 6.—; in Leinw. geb. M. 7.40.

Meyer-Rüegg, Privatdoz. Dr. H., **Die Frau als Mutter.** Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett, sowie Pflege und Ernährung der Neugeborenen in gemeinverständlicher Darstellung. Fünfte Auflage. Mit 53 Abbildungen. 8°. 1915. geh. M. 4.40; in Leinw. geb. M. 5.40.

Pfister, Prof. Dr. H., **Strafrechtlich-psychiatrische Gutachten als Beiträge zur gerichtlichen Psychiatrie** für Juristen und Ärzte. Lex. 8°. 1902. geh. M. 9.—

Reiter, Privatdoz. Dr. H., **Vaccinetherapie und Vaccinediagnostik.** Mit 26 Textabbildungen. Lex. 8°. 1913. geh. M. 8.—

Ricker, Prof. Dr. G., **Grundlinien einer Logik der Physiologie als reiner Naturwissenschaft.** gr. 8°. 1912. geh. M. 3.60.

Rühl, Dr. K., **Medizinisches Wörterbuch der deutschen und italienischen Sprache.** Mit einer Vorrede von Prof. Dr. Pio Foà. gr. 8°. 1910. geh. M. 12.—; in Leinw. geb. M. 13.20.

Schober, Dr. P., **Medizinisches Wörterbuch der deutschen und französischen Sprache.** Mit Vorreden von Generalarzt Dr. A. Villaret und Dr. L. Lereboullet. Zweite vermehrte Auflage. Lex. 8°. 1908. geh. M. 7.60; in Leinw. geb. M. 8.60.

Stiller, Prof. Dr. B., **Die asthenische Konstitutionskrankheit.** (Asthenia universalis congenita. Morbus asthenicus.) Lex. 8°. 1907. geh. M. 8.—

de Terra, Zahnarzt Dr. P., **Konversationsbuch für die zahnärztliche Praxis.** Eine Sammlung von Kunstausdrücken und Redensarten in deutscher, englischer, französischer und italienischer Sprache. Lex. 8°. 1908. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

Thöle, Prof. Dr. Fr., **Das vitalistisch-teleologische Denken in der heutigen Medizin.** Mit besonderer Berücksichtigung von Biers wissenschaftlichen Erklärungen. Lex. 8°. 1909. geh. M. 8.—

von den Velden, Prof. Dr. R., **Der starrdilatierte Thorax.** Eine klinisch-experimentelle Studie. Mit 6 Tafeln und 7 Textabbildungen. Lex. 8°. 1910. geh. M. 7.—

Waldschmidt, W., **Die Unterdrückung der Fortpflanzungsfähigkeit und ihre Folgen für den Organismus.** Preisgekrönte Arbeit der medizinischen Fakultät der Universität Tübingen. Lex. 8°. 1913. geh. M. 4.80.

Wiest, Anna, **Beschäftigungsbuch für Kranke und Rekonvaleszenten, Schonungsbedürftige jeder Art, sowie für die Hand des Arztes.** Mit 122 Textabbildungen und einer Vorrede von Professor Dr. E. von Romberg. Lex. 8°. 1912. geh. M. 5.—; in Leinw. geb. M. 6.— Daraus einzeln steif geheftet: I. Teil: Fröbelarbeiten M. —.80; II. Teil: Liebhaberkünste M. 2.40; III. Teil: Weibliche Handarbeiten M. 1.—; IV. Teil: Verschiedene Arbeiten M. 1.40.

Kürzlich erschien:

Wiest, Anna, Lazarettarbeiten. Anleitung für die Beschäftigung Kranker und Genesender. Mit 92 Textabbildungen und 3 Texttafeln, darunter eine farbige. Mit einer Vorrede von Prof. Dr. K. Schlayer. Lex. 8°. 1915. Steif geh. M. 4.—

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.